ADANSONIA

Tome II
fasc. 1
1962



Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

H. HUMBERT
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire

A. AUBRÉVILLE
Professeur

Nouvelle Série

TOME II

FASCICULE 1

1962

PARIS
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
16, rue de Buffon, Paris (5e)

SOMMAIRE

UN GRAND SYSTÉMATICIEN FRANÇAIS ÉMULE D'ADANSON : ERNEST-HENRI BAILLON 1827-1895

par J. Leandri

Au moment où le nom d'*Adansonia* est donné de nouveau à une grande Revue française de Botanique systématique, il est juste de rappeler la mémoire de celui qui, il y a un siècle déjà, avait choisi le premier pour son : « Recueil périodique d'observations botaniques », ce nom, destiné à rendre hommage à l'auteur des *Familles des Plantes*.

Tous les lecteurs de notre Revue connaissent le nom d'Henri Baillon. Ce grand systématicien, dont l'œuvre étonne par son étendue et sa variété, a laissé la réputation d'un esprit synthétiseur, réunisseur, mieux fait pour découvrir et mettre en lumière les relations et les affinités entre les unités taxinomiques de tous ordres que les différences qui les séparent. Il suffit de rappeler à ce propos qu'il n'a admis dans son *Histoire des Plantes* que cent quarante familles naturelles. Le fait d'avoir rédigé seul cet ouvrage énorme, comparable aux *Naturlichen Pflanzenfamilien* qui ont occupé plus de cinquante collaborateurs, montre assez son extraordinaire puissance de conception et son efficacité dans le travail. Son grand *Dictionnaire de Botanique* en quatre gros volumes, ses traités de botanique médicale, phanérogamique et cryptogamique, le *Bulletin de la Société linnéenne de Paris* qui devait prendre la suite du premier *Adansonia* et publier 167 numéros de 1874 à 1897, sont aussi des publications si importantes que l'on a peine à concevoir qu'elles aient été l'œuvre d'un seul. En effet, sans rabaisser les collaborateurs du premier *Adansonia* et du *Bulletin de la Société linnéenne*, il est permis de dire que ces Revues étaient surtout rédigées par Baillon lui-même.

On s'étonne souvent qu'un botaniste de cette valeur n'ait jamais pu obtenir un fauteuil ni au Muséum, où il a effectué la plupart de ses travaux scientifiques, ni à la Sorbonne, ni à l'Académie des Sciences, qui à la veille de sa mort avait encore refusé de l'admettre. En fait, il avait reçu de plus grands honneurs à l'étranger que dans son pays, car il était membre de la Société Royale de Londres, qui l'avait choisi parmi les botanistes du monde entier pour remplacer l'illustre De Candolle; de l'Académie impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg, de la Société Royale des Sciences d'Upsala, et du *Torrey Botanical Club*, qui n'avait pas la réputation d'accueillir facilement des membres étrangers.

C'est que malheureusement ses qualités intellectuelles s'accompagnaient d'un caractère à la fois difficile et ironique qui lui avait fait des ennemis, et si ses partisans, au Muséum comme à l'Institut, étaient chauds et convaincus, ses adversaires ne l'étaient pas moins. On se souvient sans



doute de ses démêlés avec Decaisne, son concurrent heureux à la chaire de Culture du Muséum, dans les travaux duquel il avait entrepris de relever les erreurs botaniques qu'il publiait par centuries entières, les envoyant à ses confrères comme s'il s'agissait d'une distribution de fleurs, sinon rares du moins brillantes. Il n'est pas étonnant qu'après avoir reçu de ces marques d'intérêt, ceux qui en étaient l'objet aient fait de leur mieux pour tenir leur confrère éloigné de fauteuils où son voisinage n'aurait présenté pour eux aucun agrément.

Pour donner un exemple de l'humour de notre botaniste, nous citerons ce qu'il écrivait au sujet de Linné : *Il fut assez maltraité par des botanistes jaloux (il y en avait dans ce temps-là) pour être obligé de quitter la Suède*... Baillon lui, n'a pas eu à quitter la France, mais il a sérieusement envisagé de le faire, comme le montrent ses démarches pour obtenir une charge en Angleterre, et échapper ainsi aux confrères envieux, dont l'espèce ne s'était pas éteinte avec le siècle de Louis XV. Ailleurs, il déclare en termes d'une ironie à peine voilée qu'il pense devoir son élection à l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg, au fait qu'il avait obtenu 27 suffrages dans celle de son propre pays... mais il l'écrit malheureusement dans sa propre notice de candidature, destinée à des savants habitués à voir l'aspirant confrère, surtout s'il est botaniste, se présenter avec cette fleur de modestie qui convient au candidat!

Tout ceci explique peut-être pourquoi ce prince de la systématique n'a pas obtenu dans son pays tous les honneurs qu'il méritait par son talent et son travail. Né à Calais en 1827, Henri Baillon avait fait des études médicales à Paris dans des conditions si brillantes qu'il a fallu que la botanique ait eu pour lui des attraits exceptionnels pour lui avoir fait quitter une voie qui semblait toute tracée : premier à l'externat des hôpitaux, premier prix de l'externat, premier prix de l'Ecole pratique de la Faculté, premier au concours de l'Internat, premier prix de l'Internat, premier au concours de l'Agrégation de médecine, il paraissait déjà à vingt-neuf ans destiné à la plus brillante carrière médicale. Toutefois il avait goûté à la science pure, ayant travaillé à la Sorbonne dès l'âge de vingt-deux ans dans le laboratoire de zoologie d'A. Milne-Edwards. De là, il devait passer à la Botanique et devenir l'élève du professeur Payer, l'auteur du *Traité d'organigénie de la fleur* (1857), qui lui donna le goût des dissections minutieuses d'organes, et de leur utilisation dans la recherche des affinités et des enchaînements des végétaux. Il devenait ainsi Docteur ès sciences naturelles en 1858.

Laissant de côté ses importants travaux de Botanique appliquée, en particulier ceux consacrés aux Cryptogames, nous allons tenter de donner une idée plus précise de son œuvre dans les domaines qui intéressent cette Revue, la Systématique et les sciences sur lesquelles Baillon l'appuyait, organographie et organogénie, anatomie et même physiologie. Baillon n'était pas à proprement parler un floriste ni un phytogéographe, et bien qu'il ait entrepris à la demande d'Alfred Grandidier, l'élaboration de la partie botanique de l'*Histoire de Madagascar*, il ne s'est que peu intéressé aux problèmes que posent les végétaux envisagés

au point de vue de leur distribution et des facteurs qui régissent cette dernière, ou l'ont régie à des époques plus ou moins éloignées dans le passé.

Ce n'est pas sans raison que BAILLON avait choisi ADANSON entre tous les botanistes pour donner son nom à la première Revue botanique qu'il fonda. En effet pour PAYER, BAILLON et leur école, ADANSON restait le maître qui avait ouvert la voie et montré la méthode que doivent suivre les botanistes pour découvrir l'enchaînement du monde végétal; celle qui consiste à tenir compte du plus grand nombre possible de caractères, même des vertus médicinales, point de vue qui n'est d'ailleurs pas si éloigné des travaux modernes sur la signification taxinomique de la chimie des plantes; la subordination des caractères, bien qu'importante, ne présentant pas une valeur décisive si elle s'oppose à la masse des autres arguments. PAYER avait d'ailleurs contribué à préparer la seconde édition des *Familles des Plantes* publiée après la mort d'ADANSON; achevé la mise au point de son *Cours d'Histoire naturelle*; il était bien un des champions de la remise en honneur des méthodes naturelles qui avaient été complètement éclipsées à la fin du XVIIIe siècle par le succès pratique de la nomenclature linnéenne et des méthodes artificielles de classification; cependant, comme nous l'avons dit, il n'attribuait pas une importance essentielle au principe de la subordination des caractères.

Le plus important des ouvrages de BAILLON, parce qu'il constitue à la fois un travail colossal et un ensemble homogène, c'est l'*Histoire des Plantes*, où toutes les Phanérogames sont passées en revue. A la mort de l'auteur il ne restait plus qu'un volume à publier, celui consacré aux Orchidées. BAILLON voulait faire une étude complète de cette famille avant de la rédiger, afin de pouvoir exposer des vues personnelles. Le soir du 18 juillet 1895, à son retour de l'herbier du Muséum, il entrait dans sa baignoire où son fils le trouvait quelques instants plus tard la tête plongée dans l'eau, ayant succombé à une congestion cérébrale. Bien que la rédaction du dernier volume de l'*Histoire des Plantes* fût très avancée, ce volume ne fut pas publié, peut-être surtout pour des raisons financières.

L'ouvrage est dédié à la mémoire de J.-B. PAYER, Membre de l'Institut et professeur à la Faculté des Sciences de Paris et à l'Ecole normale supérieure (1818-1860), qui avait été le maître de BAILLON, et était mort jeune après avoir publié d'importants ouvrages, parmi lesquels le *Traité d'Organogénie comparée de la fleur*. PAYER avait formé le dessein d'écrire cet ouvrage, qui devait être réalisé après sa mort par son élève : *Ce n'est*, écrivait-il, *que dans une sorte de* Genera plantarum *illustré, entrepris il y a près de dix ans, et qui, je l'espère, pourra être publié avant peu d'années, que je montrerai par des applications nombreuses toute l'importance des études organogéniques pour démontrer les véritables affinités des plantes entre elles... Nous apprenons du moins des sévères leçons de la mort*, ajoute BAILLON au texte de son maître, *que pour élever à la science un pareil monument il importe d'en commencer l'exécution de bonne heure.* BAILLON devait en effet travailler à son *Histoire des Plantes* de 1861 à 1895 et la laisser presque achevée. Les premières livraisons ont paru en 1867.

Les familles sont partagées en séries, correspondant en général aux « tribus » d'autres auteurs. Chaque série commence par la description précise d'un type principal, illustrée de figures. Les détails, les caractères secondaires, les données historiques et bibliographiques destinées aux botanistes de profession sont dans des notes en petit texte. La description des séries est suivie de l'histoire sommaire de la famille, de l'exposé de ses affinités, de sa distribution, de la discussion de sa valeur et de celle de chaque série, de la mention des plantes utiles et de leurs popriétés; le texte de chaque famille est suivi d'un *Genera* en latin où les caractères propres de chaque genre sont succinctement indiqués. On peut noter tout de suite dans la présentation des genres par enchaînement, d'après leurs points de rapprochement avec le « type principal », la marque de l'esprit synthétiseur de BAILLON.

L'ordre d'exposition des familles n'était pas décidé *a priori*, et c'est au cours de ses travaux que l'auteur a choisi sa voie au fur et à mesure qu'il approfondissait l'étude des genres. Il a dû néanmoins prendre un point de départ et commencer par les Dicotylédones, et parmi celles-ci, par les « Polycarpiques » indiquant ainsi l'importance particulière qu'il accordait à l'organe reproducteur femelle. Cependant, il refuse d' « *admettre ni le caractère absolu ni la subordination immuable, fondements de ce qu'on a appelé de nos jours la classification naturelle* ». S'écartant ainsi des principes de Robert BROWN pour rester fidèle à ADANSON, BAILLON s'exposait à être en désaccord avec les vues nouvelles sur la classification, vues que devaient confirmer bientôt les travaux anatomiques de HOFMEISTER.

On peut considérer cette évolution de la classification comme un corollaire de celle de la technique, l'école de la loupe à fort grossissement, avec pour champions PAYER et BAILLON, devant finir par céder le pas à celle du microscope avec HOFMEISTER, VAN TIEGHEM, et leurs successeurs, dans l'établissement des grandes divisions du règne végétal.

C'est ainsi que BAILLON, en retard à ce point de vue de plusieurs décennies, ne tient pas compte des découvertes de Robert BROWN, et place encore comme LINDLEY, ENDLICHER et BRONGNIART, les Gymnospermes parmi les Dicotylédones; et qu'il considère le cyathium des Euphorbes comme une fleur ordinaire.

Voici d'ailleurs à titre d'exemple, le début de sa classification des familles :

DICOTYLÉDONES

A. RENONCULACÉES. I. Série des Ancolies : a. forme régulière (*Aquilegia, Xanthorrhiza, Nigella, Helleborus, Isopyrum, Trollius, Caltha*...); b. forme irrégulière : *Aconitum, Delphinium.* II. Série des Renoncules (*Ranunculus, Myosurus, Anemone, Adonis*, etc... BAILLON y place le genre *Hydrastis*, considéré de nos jours comme le type d'une tribu distincte). III. Série des Clématites (*Clematis, Atragene, Thalictrum, Actaea*...). IV. Série des Pivoines (*Paeonia, Crossosoma* [genre considéré par les auteurs actuels comme formant une famille distincte entre les Platanacées et les Rosacées].

B. Dilléniacées. I. Série des *Candollea* (*Candollea* [nous dirions aujourd'hui *Hibbertia* p.p.]; *Adrastaea* [aujourd'hui section du g. *Hibbertia*], *Pachynema*). II. Série des *Hibbertia* (dans cette famille, le nombre, déterminé ou non, des étamines, qui avait paru le plus important à Baillon, n'est même plus considéré aujourd'hui comme un caractère générique) (*Hibbertia, Schumacheria, Tetracera, Davilla, Curatella, Empedoclea* (rattaché aujourd'hui à *Tetracera*), *Acrotrema* (considéré généralement aujourd'hui comme formant une tribu distincte). III. Série des *Dillenia* (*Dillenia, Wormia;* les espèces sont distribuées de nos jours entre ces deux genres plutôt selon la présence ou l'absence d'arille, que comme le faisait Baillon; ce dernier rattache en outre au genre *Dillenia* les *Actinidia*, que l'on prend aujourd'hui pour type d'une petite famille distincte comprenant aussi les *Sladenia, Clematoclethra, Saurauia*).

Ajoutons quelques indications très sommaires sur les familles suivantes du début de l'ouvrage : C. Magnoliacées (séries des Magnoliers, des *Schizandra*, des Badianiers (comprenant le genre *Drimys* et érigée aujourd'hui en famille distincte (Wintéracées); des *Eupelea* (famille moderne des Trochodendracées); des *Canella* (famille moderne des Canellacées). Notons que Baillon voyait parfaitement le caractère hétérogène de sa « famille » des Magnoliacées.

D. Anonacées (on écrit aujourd'hui Annonacées) avec les séries des Anones (comprenant : a. Uvariées; b. Unonées; c. Xylopiées; d. Rolliniées; e. Oxymitrées); des *Miliusa*, des *Monodora*, des *Eupomatia* (type de la famille moderne des Eupomatiacées).

E. Monimiacées, avec les séries des Calycanthes (famille moderne des Calycanthacées), des *Hortonia*, des *Tambourissa*, des *Atherosperma*, des *Gomortega* (dont on fait aujourd'hui une famille distincte). C'est ici le lieu de rappeler les vues exposées récemment par le regretté Marcel Pichon, qui séparait aussi des Monimiacées *sensu stricto* deux familles des Atherospermatacées et des Amborellacées.

F. Rosacées, avec les séries des Rosiers, des Aigremoines, des Fraisiers, des Spirées, des Quillais, des Poiriers, des Pruniers, des Icaquiers (nous dirions Chrysobalanoïdées), avec une sous-série à gynécée central et une à gynécée excentrique comprenant les *Grangeria, Hirtella, Parinarium*).

Nous avons déjà dit que l'ordre des familles de l'*Histoire des Plantes* n'avait pas été fixé *a priori*, mais établi de proche en proche par Baillon, qui n'avait choisi d'avance que le point de départ, les Dicotylédones, et parmi elles le groupe des Polycarpiques et la famille des Renonculacées. Il est intéressant de voir d'un coup d'œil la suite des groupes élaborés suivant cette méthode intuitive, et c'est pourquoi nous donnerons, en espérant ne pas trop lasser le lecteur, le sommaire des treize volumes publiés de l'ouvrage :

Tome I. Renonculacées, Dilléniacées, Magnoliacées, Annonacées, Monimiacées, Rosacées.

Tome II. Connaracées, Légumineuses, Mimosées, Caesalpiniées et

Papilionacées, Protéacées (nous reconnaissons encore dans ce rapprochement la trace des idées de Brongniart et de Lindley; Baillon va plus loin en écrivant : *Par leurs types les plus élevés, dans lesquels nous trouvons des ovaires multiovulés, des fruits polyspermes déhiscents suivant leur longueur... nous pensons que les Protéacées se relient surtout aux types arborescents, monopérianthés... des Légumineuses, principalement des Césalpiniées* (les systématiciens modernes placent en général les Protéacées près des Santalacées, Loranthacées, etc...); Lauracées, Elacagnacées, Myristicacées.

Tome III. Ménispermacées, Berbéridacées, Nymphaeacées, Papavéracées, Capparidacées, Crucifères, Résédacées, Crassulacées, Saxifragacées, Pipéracées (le rapprochement des deux dernières familles reposant sur leurs affinités communes avec les Datiscacées et les Myosurandrées (= Myrothamnacées modernes, entre les Cunoniacées et les Pittosporacées); Urticacées.

Tome IV. Nyctaginacées, Phytolaccacées, Malvacées, Tiliacées, Diptérocarpacées, Chlaenacées, Ternstroemiacées, Bixacées (avec nos Flacourtiacées, Samydacées, Lacistémacées, Turnéracées, Cochlospermacées, etc...), Cistacées, Violacées, Ochnacées, Rutacées (comprenant les Simarubacées, Cnéoracées, Zygophyllacées, Coriariacées, et rattachées aux Ochnacées par le g. *Rigiostachys* (Simarub.)).

Tome V. (Baillon parle encore dans le tome IV d'une famille des Burséracées, très voisine des Rutacées, mais dans le tome V ce n'est plus qu'une série des Térébinthacées) : Géraniacées (comprenant les Balsaminacées, Tropaeolacées, Oxalidacées et les *Neurada*, rattachés aujourd'hui aux Rosacées); Linacées (comprenant les Erythroxylacées), Trémandracées, Polygalacées (avec le genre *Krameria* rattaché aujourd'hui aux Césalpiniacées), Vochysiacées (comprenant les Trigoniacées), Euphorbiacées (avec les Dichapétalacées et Callitrichacées; mais Baillon en séparait avec raison les Buxacées), Térébinthacées (avec les Burséracées, Corynocarpacées, Icacinacées actuelles); Sapindacées (avec Staphyléacées, Sabiacées, Hippocastanéacées, Mélianthacées, Acéracées, et le g. *Aitonia* considéré aujourd'hui comme une Méliacée); Malpighiacées, Méliacées;

puis, en abrégeant (et conservant l'orthographe de Baillon) :

Tome VI. Célastracées, Rhamnacées, Penaeacées, Thyméléacées, Ulmacées, Castanéacées, Combrétacées, Rhizophoracées, Myrtacées, Hypéricacées, Clusiacées, Lythrariacées, Onagrariacées, Balanophoracées.

Tome VII. Mélastomacées, Cornacées, Ombellifères, Rubiacées, Valérianacées, Dipsaeacées.

Tome VIII. Composées, Campanulacées, Cucurbitacées, Loasacées, Passifloracées, Bégoniacées.

Tome IX. Aristolochiacées, Cactacées, Mesembryanthémacées, Portulacacées, Caryophyllacées, Chénopodiacées, Elatinacées, Frankéniacées, Droséracées, Tamaricacées, Salicacées, Batidacées, Podostémacées, Plantaginacées, Solanacées, Scrofulariacées.

Tome X. Bignoniacées, Gesnériacées, Gentianacées, Apocynacées, Asclépiadacées, Convolvulacées, Polémoniacées, Boraginacées, Acanthacées.

Tome XI. Labiées, Verbénacées, Ericacées, Ilicacées, Ebénacées, Oléacées, Sapotacées, Primulacées, Utriculariacées, Plombaginacées, Polygonacées, Juglandacées, Loranthacées.

Tome XII. Conifères, Gnétacées, Cycadacées, Alismacées, Triuridacées, Typhacées, Naiadacées, Centrolépidacées, Graminées, Cypéracées, Restiacées, Eriocaulacées, Liliacées.

Tome XIII. Amaryllidacées, Broméliacées, Iridacées, Taccacées, Burmanniacées, Hydrocharidacées, Commélinacées, Xyridacées, Mayacacées, Phylidracées, Rapatéacées, Palmiers, Pandanacées, Cyclanthacées, Aracées.

Rendons hommage, en conclusion à ce bref résumé de l'œuvre capitale de Baillon, au talent de son dessinateur Faguet dont l'illustration est parfaite à la fois au point de vue de l'exactitude scientifique et de la beauté artistique.

Une autre publication très connue est le *Dictionnaire de Botanique* en quatre gros volumes in-4° richement illustrés, parfois de planches en couleurs. Pour cet ouvrage, Baillon déjà accablé par le travail de préparation de l'*Histoire des Plantes* et l'élaboration de ses notes pour *Adansonia* et le *Bulletin de la Société Linnéenne de Paris* s'était adjoint des collaborateurs. Il comporte une Préface historique et critique et l'exposé de nombreuses questions d'anatomie, de morphologie, de physiologie et de taxinomie. Conformément aux préoccupations auxquelles Baillon est resté toujours fidèle, une part importante est faite aux propriétés et usages des plantes et à l'histoire de la botanique. L'ouvrage est destiné, comme le dit le principal auteur, non pas aux débutants ni aux savants chevronnés, mais à la masse de ceux qui sont étrangers à la Science, tout en ayant besoin souvent de connaître, rapidement et sans effort, la signification des termes botaniques. Il doit néanmoins pouvoir rendre service aux botanistes de profession en leur montrant la voie à suivre dans l'étude des problèmes qui ne sont pas de leur spécialité. Voici quelques-uns des thèmes caractéristiques de Baillon dans cet ouvrage. Il s'y élève contre l'idée fausse qui fait attribuer le concept de genre à Linné et montre que c'est Tournefort qui en est le véritable père. Il proteste donc contre le choix des noms génériques linnéens pour des unités systématiques parfaitement définies par l'auteur des *Institutiones rei herbariae*. « Adanson, écrit-il, *fut seul assez juste et assez patriote pour venger* Tournefort

des « déprédations » de Linné. *Pourquoi sa voix ne fut-elle pas entendue?* » Baillon rappelle aussi l'intérêt des herborisations et loue Tournefort d'en avoir introduit le goût à la ville et même à la cour, où il était de bon ton d'herboriser *au sortir des Tuileries, dans un bois proche du Cours la Reine et nommé les Champs-Elysées.*

Sans diminuer la gloire de la lignée des Jussieu, Baillon rend surtout hommage à *deux hommes qui au siècle dernier, ont peut-être le plus fait en France pour les progrès de la Botanique, et qui sont cependant les moins connus: l'un même, aux yeux du dogmatisme officiel, est comme une sorte d'ennemi ; c'est* Adanson. *L'autre est peu cité comme ayant étudié les plantes, et les botanistes qui dédaignent la partie descriptive de leur science ne le vantent guère que comme ayant traité des hautes questions de philosophie scientifique qui sont actuellement à l'ordre de jour: c'est* Lamarck... *Michel* Adanson *a consacré à la Science sa vie et sa fortune. Pour elle il est mort pauvre, et pour elle il a souffert jusqu'au bout.* Outre son *Voyage au Sénégal*, son *Traité d'Histoire naturelle* et ses observations sans nombre, de zoologie et d'astronomie, *il est surtout célèbre par son livre des* Familles des Plantes, *qui fut présenté à l'Académie des Sciences de Paris, à sa séance de rentrée de la Saint-Martin, l'année 1763. Bien qu'*Adanson *ait emprunté quelque chose à l'ordre établi par Bernard de* Jussieu *dans le classement des plantes du jardin de Trianon, et que sa méthode l'ait conduit à ne pas séparer les Monocotylédones des Dicotylédones,* il doit être considéré comme le plus grand des botanistes de notre pays, *comparable au gigantesque Baobab qu'il a étudié avec prédilection, qui a reçu son nom, et qui est le colosse des végétaux.*

Citons encore cette phrase, écrite déjà en 1875, où Baillon se console de l'incompréhension qui le frappe : *Pour ne parler que des morts, ceux qui sont aujourd'hui regardés comme les plus grands et comme ayant rendu le plus de services à notre science, furent aussi les plus indépendants. C'est que l'indépendance d'esprit et de caractère peut bien, dans un pays de dogmatisme, entraver les carrières et susciter de périlleux ressentiments, mais que jamais la servilité n'a été une condition de réputation durable.*

Il est assez curieux de constater en passant que bien que Baillon écrive au sujet de Robert Brown et des changements qu'il a apportés au *Genera* de Jussieu : ... *ces changements sont importants souvent, justifiés toujours...*, il n'a pas cru devoir adopter dans l'*Histoire des Plantes* la division des Phanérogames en Angiospermes et Gymnospermes. Il ne pouvait sans doute renoncer aux idées qu'il avait défendues avec chaleur sur la fleur des Conifères. Notons encore les phrases où Baillon, peut-être avec l'arrière-pensée de défendre encore Adanson, montre qu'il n'existe pas en réalité de frontière nette entre les « systèmes » et la méthode naturelle basée sur la subordination des caractères : ... *comme si le système, alors qu'il a recours seulement à plus d'un caractère, et il n'en a jamais été autrement en Botanique dans les temps modernes, ne les faisait pas forcément passer l'un avant l'autre ! Et comme s'il allait à plaisir choisir seulement ceux de peu de valeur pour les appliquer à l'édification d'une classification... Antoine-Laurent de* Jussieu, *homme de raison avant tout, eût été*

bien surpris qu'on lui accordât dans l'histoire de la science le privilège d'avoir, *succédant à d'innombrables systématiciens tous affligés de vues étroites et embarrassées, reçu en partage la faculté de tout voir, de tout comprendre, de tout embrasser et de mettre chaque chose à sa place!* Antoine-Laurent en eût sans doute reporté tout l'honneur à son grand-oncle Bernard. *Mais*, écrit BAILLON, *je n'affirmerais pas qu'il en eût exclu totalement* ADANSON, *car il savait bien tout ce qu'en fait de méthode il devait à ce dernier, et combien* ADANSON *avait ajouté à ce qu'il avait pu recevoir de Bernard de* JUSSIEU *lui-même... Nous croyons mieux apprécier A.-L. de* JUSSIEU [que ceux qui prêtaient à BAILLON des opinions auxquelles il était en réalité étranger] *en refusant de l'amoindrir au niveau d'un pur théoricien, alors que c'est dans la pratique que se révèle sa véritable puissance.* Ce qu'il faut admirer surtout dans l'œuvre d'Antoine-Laurent, si paradoxal que cela paraisse, ce n'est pas sa méthode, mais sa classification, à laquelle il est arrivé par tâtonnements.

Quant à la véritable expression de la méthode naturelle, BAILLON se croit en droit de dire que c'est ADANSON qui s'en est le plus rapproché. Cependant sa classification est à peine connue, car elle n'avait pas l'avantage d'être facile. *En botanique, les caractères de premier ordre sont, pour l'un tirés de la fleur, pour l'autre du fruit... Pour* JUSSIEU, *ce sont les cotylédons et ce que les esprits superficiels trouvent « naturel » dans la méthode de* JUSSIEU, *c'est précisément la subordination des caractères.*

Or, la subordinaion absolue existe-t-elle réellement dans la nature? Les nuances réduisent souvent à rien la valeur d'un caractère « de premier ordre ». *Qu'eût dit Antoine-Laurent de* JUSSIEU *s'il avait su que dans les familles hypogynes par excellence, il pouvait se présenter des différences notables dans l'insertion, et que, par exemple, il y a des Renonculacées qui cessent d'être complètement hypogynes, et des Crucifères dont l'insertion est nettement périgynique?* ADANSON avait vu que dans certaines familles il y a des Monocotylédones mêlées aux Dicotylédones. ENDLICHER, admirateur de JUSSIEU, admet tout un groupe des *Pariétales, alors que* JUSSIEU *n'accorde aucune valeur au caractère de la placentation.* Si les principes d'ADANSON avaient été adoptés, *ils auraient conduit aussi, par une sage application, à une classification naturelle, peut-être meilleure.* ADANSON admettait que chaque groupe naturel a « son génie » et qu'un caractère qui, dans telle famille, doit prendre le premier rang, ne peut, dans telle autre, recevoir que le deuxième, le troisième, ou même être relégué parmi ceux qui sont de minime importance. Bien que la classification n'ait pas évolué dans le sens indiqué par BAILLON, ses vues ont été mises à profit par les systématiciens d'aujourd'hui, souvent obligés de distinguer la classification de la phylogénie.

Après ADANSON, c'est l'anatomie qui devait apporter des idées nouvelles. Elève de BRISSEAU-MIRBEL, le rénovateur de l'anatomie, J.-B. PAYER, fondateur de l'organogénie végétale, introduit en botanique l'idée de l'évolution des organes de la fleur à partir d'ébauches d'abord semblables. Son *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, ouvre une ère nouvelle pour la Botanique. On sait ce que lui doivent les recherches

les plus récentes sur l'ontogénie et les thèmes géométriques de l'édification du végétal. Pour BAILLON, de l'identité des principes de l'évolution ontogénique et du développement découle aussi l'unité fondamentale des physiologies végétale et animale : la vie est identique dans les deux groupes. Mais tout en reconnaissant l'intérêt de traiter certains problèmes physiologiques par les méthodes de la physique et de la chimie, BAILLON s'élevait contre l'intrusion abusive des sciences exactes dans les sciences naturelles et l'accusait d'apporter la confusion dans les mots et dans les idées, plutôt qu'un progrès dans les sciences. *C'est par les naturalistes que les sciences naturelles doivent être étudiées.*

Les idées de BAILLON ne sont plus valables, surtout à l'échelle de la biologie cellulaire ou à celle de l'agronomie ou de la phytosociologie des régions tempérées, mais le restent jusqu'ici en systématique et en anatomie. C'est aux adeptes de la génétique, de la taxinomie expérimentale et de la biométrie de montrer qu'à côté de l'esprit de finesse, l'esprit de géométrie a aussi son mot à dire dans les progrès de la Botanique.

Pour achever de montrer sous leurs aspects divers les tendances de l'auteur de l'*Histoire des Plantes*, rappelons ses *Herborisations Parisiennes* (1890), où, reprenant les procédés des « philosophes » du XVIIIe siècle, déjà rénovés par Le MAOUT, puis Gaston BONNIER dans les *Plantes des champs et des bois* (1887), il commence leur étude à la fin de l'hiver, alors que peu d'espèces sont fleuries et que leur distinction est facile; puis en mai, quand le lecteur a appris à connaître une cinquantaine de plantes, il montre à quelles familles elles appartiennent, ce qui caractérise ces familles : il les analyse au cours de l'été, alors que les espèces développées sont nombreuses... *Le débutant marchant ainsi du connu à l'inconnu, apprend sans effort à étudier et à aimer les plantes.*

Rappelons aussi l'*Iconographie de la Flore française* avec les figures en couleurs des espèces indigènes, dont 500 environ ont été publiées, avec leurs caractères, propriétés, distribution géographique, synonymie; le *Traité d'organographie, d'anatomie et de physiologie végétales* pour l'enseignement secondaire (1882); le *Traité de botanique médicale phanérogamique* (1883-1884).

Nous avons déjà dit que le célèbre voyageur Alfred GRANDIDIER avait chargé BAILLON de l'élaboration de la partie botanique de son *Histoire de Madagascar*, ouvrage monumental comprenant de nombreux volumes in-4°. BAILLON compare, sans exagération excessive, la flore phanérogamique de ce continent en miniature à celle de l'Australie. Il avait décrit dans le *Bulletin de la Société linnéenne de Paris* de nombreuses espèces, il est vrai sommairement, et parfois il faut bien l'avouer, sous plusieurs noms différents. Plus de 400 planches, œuvres des remarquables dessinateurs d'APREVAL et FAGUET, avaient été gravées et publiées à la mort de BAILLON, mais le texte de l'ouvrage pour lequel il n'avait laissé que des notes, devait être seulement ébauché vers 1900 par DRAKE DEL CASTILLO, l'auteur de la *Flore de la Polynésie*. On sait qu'il était réservé au Professeur Henri HUMBERT, l'un des directeurs de cette Revue, de réaliser sur des bases nouvelles et sur des récoltes considérables constituées

surtout au cours de ses propres voyages et de ceux du grand naturaliste Henri Perrier de la Bathie, une belle Flore moderne de la grande île de l'Océan Indien, dont l'élaboration doit être achevée dans peu d'années.

Les Mémoires originaux et les autres publications d'Henri Baillon sont si nombreux et si variés que nous ne pouvons espérer en donner une idée complète. Après le premier *Adansonia*, presque entièrement rédigé par lui et qui a comporté 12 volumes d'environ 380 pages chacun, avec de nombreuses planches splendidement gravées, publiées de 1860 à 1879, il a dirigé, de 1874 à sa mort, le *Bulletin de la Société linnéenne de Paris* dont il a rédigé plus des deux tiers des articles, représentant un millier de pages, sans parler d'autres travaux.

Un des premiers et des plus importants est l'*Étude générale du groupe des Euphorbiacées* (684 pages, 28 planches), présentée par Baillon comme thèse de doctorat, et qui *soulève à chaque pas des questions qui intéressent tous les points capitaux de la science.* Tous les genres connus sont réduits à 14 types ou séries, 5 pour les *Biovulées* et 9 pour les *Uniovulées*. Les fleurs des Euphorbes et Pedilanthes sont considérées comme hermaphrodites, en désaccord avec les idées modernes. L'auteur démontre que les *Dalechampia* sont totalement distincts des deux types précédents, tandis que les *Anthostema* doivent être considérés comme ayant des fleurs ♂ monandres en cymes, au centre desquelles se trouvent les fleurs ♀ , ce qui les rapproche des *Sapium*. Il est curieux de voir que Baillon n'admet pas que ce sont justement les *Anthostema* qui montrent par leur organisation intermédiaire, que les cyathiums des Euphorbes ne sont pas des fleurs. Les Euphorbiacées ont primitivement une corolle, qui manque plus souvent dans la fleur ♀. La préfloraison est très variable et le « réceptacle » essentiellement polymorphe. La forme des anthères n'a pas de valeur pour la distinction des genres; l'origine de l'ovule et de la caroncule, celle de l'obturateur sont d'un grand intérêt. La famille est divisée en 235 genres et l'auteur en exclut 22 autres qui lui avaient été rapportés. On voit que si les botanistes n'ont pas toujours suivi Baillon dans ses interprétations, les documents qu'il apporte ont été un élément capital dans l'étude de cette famille.

D'autres recherches de notre savant concernent : les Aurantiacées, au sujet desquelles il se rallie à l'opinion de Brongniart; le Buis, qu'il sépare (avec les *Sarcococca* et *Pachysandra*) des Euphorbiacées, avec lesquelles ils ne présentent que des ressemblances superficielles. Il réunit par contre les Antidesmées et les Scépacées *(Aporosa)* aux Euphorbiacées, point de vue contre lequel la science moderne (Hurusawa. 1954) a tendance à réagir.

Dans ses *Recherches organogéniques sur la famille des Conifères*, et plus tard dans de nouvelles recherches, il croyait pouvoir démontrer le bien-fondé de la théorie de Brisseau-Mirbel, qui voyait dans le sac en forme de bouteille porté sur le pédoncule des Cyprès ou des Pins, un pistil au fond duquel se trouve un mamelon celluleux, l'ovule réduit à son nucelle.

Il avait abordé aussi l'étude des mouvements dans les organes sexuels

des végétaux et dans les produits de ces organes (agrégation de médecine, 1856), celle du mode de fécondation des *Catasetum*, des plantes accidentellement monoïques, de l'hermaphroditisme accidentel des Euphorbiacées, de l'organogénie des graines charnues des *Hymenocallis*, celle des *Triphasia*, des *Jussiaea*, des *Callitriche*, des Philesiacées, des *Asarum*, le développement des fleurs à couronne, des Ericacées, des Caprifoliacées, des Marantées, des Byttnériacées, des Berbéridées, des Loranthacées, des Bruniacées, des Rhizophorées, des Mappiées, des Saxifragées, le développement du fruit des Morées, la parthénogénèse etc..., etc..., dans des centaines de notes.

En ce qui concerne la flore du Gabon, qui doit être étudiée dans un grand ouvrage en cours de publication sous la direction du Professeur André AUBRÉVILLE au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, BAILLON avait donné des articles dans son *Adansonia*, en particulier sur les Dilléniacées, Annonacées, Ménispermacées et Légumineuses récoltées par GRIFFON DU BELLAY et DUPARQUET.

On voit quelle a été l'importance de l'œuvre de BAILLON, la variété de son talent; il fut l'un des rares à avoir étudié de façon approfondie et personnelle tous les groupes de Phanérogames, et avancé sur chacun des idées originales. Il reste un des princes de la systématique, un digne continuateur de celui à qui il avait voué une admiration infinie et dédié sa première Revue, le grand auteur des *Familles de Plantes*, ADANSON.

SAVANISATION TROPICALE ET GLACIATIONS QUATERNAIRES

par A. Aubréville

INTRODUCTION

La revue *Adansonia* qui a succédé aux *Notulae Systematicae* est ouverte à toutes les études qui contribuent à la connaissance des flores et de la végétation et en particulier à celles de leur répartition dans le Monde. J'ai pensé aussi qu'il était utile et certainement bénéfique pour l'esprit de s'élever à l'occasion au delà de la systématique descriptive et exégétique, indispensable mais sévère, et accessible à quelques spécialistes seulement, en réfléchissant sur l'histoire, fut-elle même largement hypothétique, des flores et des végétations qui dans leur évolution et leurs migrations ont changé maintes fois le visage de la Terre. C'est pourquoi j'ai donné à *Adansonia* cette étude d'analyse écologique et d'hypothèses paléoclimatologiques.

* * *

Il y a dans la répartition des savanes herbeuses et des forêts denses humides en Afrique et en Amérique tropicales des faits écologiquement aberrants, c'est-à-dire que dans certaines régions de savanes herbeuses règnent des conditions écologiques qui sont favorables à l'existence de forêts denses humides ou au moins de formations de forêts sèches ou de savanes boisées. Si le déterminisme écologique est un mode de raisonnement scientifique valable, il y a là un ensemble de faits qui méritent d'être exposés et doivent être expliqués. Je propose dans le présent essai une explication d'ordre paléoclimatologique, l'explication anthropique, vraisemblable ou certaine dans de nombreux cas ne me paraissant dans d'autres ni valable ni probable à l'échelle des faits signalés.

J'ai dans mes recherches de causalité retrouvé une hypothèse que j'avais proposée très sommairement dans un opuscule paru en 1949 *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale.* Depuis cette date j'ai parcouru de nouveaux pays et fait de nouvelles observations tant en Afrique qu'en Amérique. Elles me permettent aujourd'hui de développer et de préciser mon hypothèse de 1949.

J'avais aussi eu l'occasion en mars 1958 au cours d'un colloque organisé à l'Université d'Achimota au Ghana d'exposer ma conception de l'origine des savanes herbeuses à boqueteaux de la région des lagunes en Côte-d'Ivoire. L'explication proposée est ici étendue à toute l'Afrique tropicale et au continent latino-américain.

Bien entendu je ne me suis placé qu'au point de vue du phytogéographe et de l'écologiste qui recherche une théorie générale qui lui paraisse la plus convenable à l'explication d'un faisceau de faits biologiques et qui ne prétend pas apporter des arguments en faveur d'hypothèses telles que le déplacement des pôles ou des continents qui ne sont pas de sa compétence mais qui, cependant, si elles sont contestées par d'éminents spécialistes sont toujours défendues par d'autres sans que des preuves définitives puissent encore être apportées pour ou contre.

LE MILIEU ET LES FORMATIONS VÉGÉTALES

Le milieu conditionne les formes de la végétation. Une forêt, une savane, une steppe existent ici ou là, parce que ici ou là sont réunies des conditions du milieu convenant à la forêt ou à la savane, ou à la steppe. Elles se résument pour chaque formation en certains types de bioclimats associés à certaines natures du sol. On doit s'attendre donc à constater en chaque lieu, sauf perturbations accidentelles dues généralement à l'occupation humaine, un équilibre milieu-formation. Ce déterminisme est le fondement même de cette science des relations entre le milieu et les êtres vivants que l'on nomme l'écologie. Si le milieu vient à changer, la formation végétale se transforme et un nouvel état d'équilibre s'établit entre le milieu modifié et un nouveau type de végétation. L'adaptation de la végétation aux changements mésologiques peut être lente car il y a une inertie des formations végétales. On peut aussi concevoir que certaines adaptations sont impossibles lorsque les variations du milieu sont trop grandes, et alors qu'il y a substitution brutale d'un type de végétation au type préexistant. Chaque fois qu'un nouveau milieu se constitue, la végétation prend des formes nouvelles qui à la longue parviennent à un état stable que l'on appelle un climax, du moins si aucune autre perturbation n'intervient.

C'est un des objectifs de la géographie des plantes que la détermination des conditions mésologiques qui commandent l'existence des différents types de végétation. Notre propos ici se limitera à la végétation tropicale. Les facteurs biométéorologiques et du sol qui entrent en cause sont très nombreux : indice pluviométrique annuel et régime des précipitations atmosphériques; durée, aridité, intensité, régularité de la ou des saisons sèches; déficit de saturation de l'atmosphère et son régime; régime de la température, amplitude thermique, absence ou présence de saisons froides ou fraîches, gelées; nébulosité; brouillards, brumes, rosées; régime de la radiation solaire globale.

Les facteurs édaphiques sont également très importants : nature du sol (sablonneux, calcaire, argileux, rocailleux, etc...); richesse en éléments nutritifs; profondeur; structure; régime de l'eau dans le sol; etc...

Tous ces éléments interfèrent entre eux, les uns compensant l'insuffisance des autres, ou au contraire additionnant leurs effets favorables ou

défavorables. Des formules climatiques, en grand nombre, ont été proposées en fonction de divers facteurs climatologiques agissant simultanément. Elles sont généralement peu satisfaisantes lorsqu'elles sont appliquées à l'échelle de grandeur des continents, surtout quand elles ne tiennent pas compte des *régimes* des facteurs mis en cause et de leurs interférences. Aussi bien dans nos études écologiques (1-2) avons-nous adopté une méthode analytique d'étude des régimes annuels moyens et de leurs variations possibles de tous les principaux facteurs biométéorologiques. Lorsqu'une telle étude est faite pour différents types de forêts denses humides par exemple, d'aprés les données fournies par des stations météorologiques situées dans ces régions forestières, on peut rassembler toutes les combinaisons qui se présentent des facteurs mésologiques, y compris ceux des sols, permettant l'existence de telles forêts denses humides et ensuite autant que possible dégager quelques conclusions écologiques générales définissant le climat général de la forêt dense humide.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES FORÊTS DENSES HUMIDES

J'ai fait ces études pour les grands massifs forestiers équatoriaux et subéquatoriaux du Brésil et de l'Afrique (1-2) et conclu qu'à l'intérieur de ces aires de forêt dense humide, l'indice pluviométrique était généralement supérieur à 1 400-1 500 mm sans limite supérieure, et qu'il pouvait descendre à 1 250 mm lorsque les pluies étaient très régulièrement distribuées dans l'année. Ces forêts peuvent supporter des saisons sèches [1] courtes de 1-3 mois consécutifs, et même à l'extrême limite 4 mois lorsque ces saisons sèches assez longues sont peu arides, c'est-à-dire lorsqu'en raison de la tension très élevée de vapeur d'eau atmosphérique et de la nébulosité, le déficit de saturation y demeure très faible en dépit de l'arrêt des pluies. La condition d'un déficit de saturation faible ou moyen et peu variable dans l'année est impérative pour la forêt dense humide. Lorsque durant la saison sèche ou demi-sèche 1 ou 2 mois accusent un déficit assez fort [2], la forêt a tendance à disparaître sauf sur des sols frais et profonds.

Lorsque l'indice pluviométrique est près de sa limite inférieure et que la saison sèche dure plus de 2 mois [3], ou qu'elle devient assez aride au cours d'une certaine période, la forêt dense humide tend à prendre le type biologique dit semi-caducifolié (décidu) tandis que la flore change. Des sols

1. Conventionnellement, pour la zone intertropicale, 1 mois est considéré comme écologiquement sec si son indice pluviométrique est < 30 mm. Il est humide si cet indice > 100 mm. Entre 30 et 100 mm le mois est selon l'incidence d'autres conditions écologiques demi-sec ou demi-humide.

2. Nous avons adopté l'échelle de qualification suivante pour le déficit de saturation. Excessif > 15 mm. Très fort 10-15 mm. Fort 7-10 mm. Moyen 5-7 mm. Faible 3-5 mm. Très faible < 3 mm.

3. Conventionnellement nous avons adopté l'échelle suivante pour la longueur d'une saison sèche : Très longue > 8 mois. Longue 7 mois. Assez longue 4-5-6 mois Courte 2-3 mois. Très courte 1 mois.

sablonneux, très perméables modifient les seuils des minima d'indice pluviométrique et de durée de la saison sèche; le caractère décidu de la forêt s'accuse en général, son aspect et sa flore changent aussi (forêts sur sables blancs notamment).

La présence d'une nappe phréatique peu profonde dans le sol, supplée dans une certaine mesure aux insuffisances de la pluviométrie et de l'humidité atmosphérique. De même la nature d'un sol ayant un grand pouvoir de rétention pour l'eau.

L'étude analytique des forêts sèches denses semi-décidues ou décidues de l'ouest de Madagascar (Majunga) montre que celles-ci se maintiennent sous des climats moins humides que les précédents. L'indice pluviométrique est encore élevé (1 350 mm), mais la saison sèche est très accusée et longue (5 mois). Le déficit de saturation peut être fort, mais il est faiblement variable, un peu plus fort seulement en saison sèche qu'en saison des pluies. Ces conditions médiocres autorisent donc l'existence d'une forêt dense, mais celle-ci perd ses feuilles en saison sèche. La nature du sol (argileux, sableux, calcaire) ajoute son influence sur le faciès forestier et peut accentuer le caractère xérophytique de la forêt quant à sa densité, à la hauteur de la futaie, et au port des arbres. Ces forêts sont des cas limites, car elles ont une médiocre vitalité, ce que l'on observe dans le cas de défrichements : la reconstitution forestière spontanée des aires défrichées est difficile, très lente, ou même impossible.

Cet exemple nous permet d'évoquer la notion biologique de stabilité de la forêt. Une formation stable, dans le cas d'une destruction accidentelle, se reconstitue spontanément avec facilité par divers stades progressifs. Une formation instable se reforme difficilement et peut être remplacée dans des cas extrêmes sans transition par une formation herbacée. Les forêts de l'Ouest et aussi celles des Hauts Plateaux de Madagascar se trouvaient ou se trouvent dans ces conditions limites; leur fragilité biologique explique leur faible résistance aux incendies et aux feux de brousse. Nous pourrions multiplier les exemples en examinant tous les cas qui peuvent se présenter en Afrique et en Amérique du Sud.

Les forêts du Mayumbé et les restes de celles du Fouta Djalon en Guinée subsistent aussi dans des conditions limites. Indice pluviométrique généralement inférieur à 1 400 mm (Mayumbé). Saison sèche très accusée de 4 mois, mais relativement peu aride en raison de la nébulosité et des brouillards. Déficit de saturation très peu variable, faible ou moyen, le minimum se plaçant en saison sèche, contrairement au régime tropical le plus commun où il se produit à la saison pluvieuse. Au Fouta Djalon, la station encore forestière de Mamou est fortement arrosée (2 m), la saison sèche y est très accusée tant par sa durée 4 mois, que par le déficit de saturation qui prend de fortes valeurs influence desséchante de l'harmattan, vent du Nord-Est, alors que tout le reste de l'année il est faible.

Ces forêts sont encore des forêts denses humides mais très instables, très vulnérables après défrichement.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES SAVANES BOISÉES ET FORÊTS CLAIRES[1]

Également intéressant est le cas des savanes boisées et forêts claires qui recouvrent une très grande partie de l'Afrique tropicale (Région chorologique soudano-zambézienne), et celui des savanes boisées du Brésil (sous le nom de campos cerrados). Sur des superficies aussi considérables, l'aridité des climats varie beaucoup quant aux 3 éléments principaux : pluviométrie, durée de la saison sèche, déficit de saturation. Il ne peut être question ici d'entreprendre une étude écologique détaillée. Nous n'examinerons que 3 cas moyens; ceux des *savanes boisées et forêts claires soudaniennes* (climat soudano-guinéen); des *forêts claires et savanes boisées du Haut-Katanga et du nord de la Rhodésie du Nord* (climat haut-

	Climate	Indices pluviométriques	Durée de la saison sèche écologique	Déficit de saturation annuel et régime du déficit mensuel
savanes boisées et forêts claires soudaniennes	soudano-guinéen	moyen ou élevé : 950-1 750 mm	4-5 mois	fort : faible ou moyen en saison pluvieuse, très élevé en saison sèche.
forêts claires et savanes boisées du Haut-Katanga et du nord de la N. Rhodesia	haut-katangien	moyen : 1 000-1 400 mm	5-6 mois	moyen : fort à la fin de la saison sèche.
— id. — N. et S. Rhodesia	rhodésien	faible ou moyen : 600-1 200 mm	6-7 mois	moyen : fort à la fin de la saison sèche.
savanes boisées (campos cerrados) du Brésil central	brésilien central	élevé : 1 500-1 900 mm	4 mois	moyen : faible ou moyen en saison pluvieuse, fort en saison sèche.

1. Rappelons ici la nomenclature qui a été adoptée et recommandée à Yangambi en 1956 par un groupe de phytogéographes spécialistes de la végétation de l'Afrique au Sud du Sahara réunis par le Conseil scientifique africain de la C. C. T. A.

Les *formations mixtes forestières et graminéennes (herbacées)* comprennent : les *savanes herbeuses* sans végétation ligneuse en mélange (ou presque); les *savanes boisées*, mélange d'une formation graminéenne et d'une formation forestière d'arbres et d'arbustes plus ou moins ouverte; les *savanes arbustives* où la formation forestière ne compte que des arbustes et pas ou peu d'arbres; les *forêts claires* dans lesquelles la formation forestière assez dense est constituée d'arbres dont les cimes sont jointives ou presque et revêt alors l'aspect d'une forêt. Chez tous ces types de végétation, il y a un tapis herbacé plus ou moins dense, qui généralement est desséché en saison sèche et alimente alors les feux de brousse.

katangien); des *campos cerrados du centre du Brésil* (climat brésilien-central).

Ainsi qu'on peut l'observer sur ce tableau, ces bio-climats sont assez variables, bien qu'ils correspondent tous au même type de formation, la savane boisée ou à son faciès optimum, la forêt claire. On rencontre aussi dans ces régions des petites taches de forêt sèche dense. La saison sèche dure de 4 à 7 mois, la pluviométrie varie beaucoup entre 600 et 1 900 mm, le déficit de saturation annuel est moyen ou fort, mais surtout il est toujours fort en saison sèche, et parfois très élevé (Soudan). En dépit de ces conditions climatiques sévères, la formation correspondante est semi-forestière : savane boisée ou forêt claire. La plupart de celles-ci sont en réalité d'anciennes forêts sèches denses fermées, dégradées depuis longtemps, parfois très anciennement par les feux de brousse et les défrichements culturaux. Elles sont constituées d'une flore assez riche, spécifique de ces formations mixtes, comprenant des genres et de nombreuses espèces endémiques.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES STEPPES BOISÉES ET FOURRÉS A ÉPINEUX[1]

Les climats accusent un caractère d'aridité plus grand dans les pays de steppes boisées et de fourrés à épineux. Comparons encore 3 cas : les *steppes boisées* à *Acacia* et les *savanes boisées sahélo-soudanaises* (climat sahélo-soudanais), à la limite du Sahel et du Soudan en Afrique

	Climats	Indices pluviométriques	Durée de la saison sèche écologique	Déficit de saturation
steppes à Acacia et savanes boisées sahélo-soudanaises	sahélo-soudanais	400-1 000 mm	6-7 mois	très fort, parfois excessif.
fourrés du sud de Madagascar à Didiéracées et Euphorbes	sud - Madagascar	500-550 mm	6-7 mois	moyen.
catinga du nord-est du Brésil	nord - oriental brésilien (sous-climat du Ceara)	1 000 mm, souvent 750 mm	4-7 mois	fort à très fort.

1. La steppe d'après la définition de Yangambi est une formation très ouverte, herbeuse, ou mixte, herbeuse et forestière. Le tapis graminéen est moins élevé et moins dense que dans la savane. La steppe peut être herbeuse, ou arbustive, ou arborée, ou buissonnante ou succulente.

En général elle n'est pas parcourue par les feux, Ecologiquement elle est liée à des climats arides.

Le fourré est une formation arbustive, dense, fermée, continue ou discontinue, parfois impénétrable, qui peut être aussi dominée de place en place par quelques arbres. Dans le fourré à épineux les plantes épineuses sont nombreuses.

occidentale et centrale; *les fourrés à Didiéracées et euphorbes du sud de Madagascar* (climat Madagascar Sud); la *catinga du nord-est du Brésil* (climat nord-oriental du Brésil).

Ces trois climats se ressemblent par leur faible pluviosité et la longue durée en général de la saison sèche. Le déficit de saturation est souvent très fort, moyen seulement à l'extrémité sud de Madagascar.

Les conditions mésologiques sont donc très médiocres. Cependant ces régions sont couvertes de steppes boisées souvent à épineux, ouvertes ou très fermées, et même de fourrés denses à Madagascar. La flore de ces régions est très individualisée, et parfois riche en genres et espèces.

* * *

Nous aboutissons à cette conclusion générale que dans les pays tropicaux il est possible de déterminer les conditions écologiques des diverses formations végétales, celles-ci étant déterminées et pouvant être donc caractérisées par celles-là. En outre et c'est le point sur lequel nous insistons; *quelles que médiocres que soient les conditions imposées par le climat, le type végétal comporte toujours de nombreux éléments arbustifs et arborescents associés aux formations herbacées et il est constitué d'une flore individualisée parfois très riche.* Ce type est ou une steppe boisée très ouverte, ou une savane boisée, ou une forêt claire, ou un fourré dense, ou une forêt sèche dense basse, ou une lande.

Dans la réalité ces pays, très vastes, sont occupés par une mosaïque de toutes ces formations, dont les taches sont réparties en relation avec les types de sols si du moins nous faisons abstraction des modifications dues aux défrichements des populations. *La nature du sol a d'autant plus d'importance que le climat devient aride.* Cette influence est très visible, lorsqu'on approche des véritables déserts, la végétation se diffuse de plus en plus, plantes herbacées comme plantes ligneuses; la flore aussi s'appauvrit beaucoup. Les paysages demeurent ceux des steppes boisées, très ouvertes et discontinues, dont le spectre biologique continue à compter beaucoup d'arbrisseaux, et de sous-arbrisseaux appartenant à une flore érémique spécialisée.

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES FORMATIONS MONTAGNARDES

Les formations végétales des hautes montagnes sont naturellement liées à des climats, des sols et des conditions topographiques très particulières. Selon l'altitude, la position géographique, les expositions aux vents dominants, la raideur des pentes, elles se diversifient en : forêt dense humide montagnarde sempervirente ou décidue, fourrés sempervirents ou décidus, hautes bambusaies, landes, prairies altimontaines, et dans les très hautes montagnes de l'Afrique orientale à haute altitude en peuplements extraordinaires de grands séneçons et de lobélies, fourrés d'alchemilles, d'*Helichrysum*, etc... A chaque type végétal correspond un type de milieu. Il n'y a pas place ici pour développer ce sujet d'écologie et de bioclimatologie. Nous voulons seulement faire ressortir ce fait capital : *dans les régions tropicales humides,*

jusqu'à l'étage des glaciers, la végétation ligneuse dense et fermée prend toujours possession du sol, et ceci si abruptes que soient les pentes; presque verticales, la végétation ligneuse s'y accroche encore dans l'étage des nuages. Dans les pays semi-arides alors que les plaines et les collines de piedmont sont couvertes de savanes boisées ou de steppes, souvent la végétation ligneuse fermée coiffe encore sommets et crêtes les plus élevés exposés aux vents océaniques. Reconnaissons tout de suite que beaucoup de chaînes de hautes montagnes en zone tropicale sont au contraire dénudées de toute végétation ligneuse, à l'exception fréquente de ravins d'érosion qui sont boisés; il y a plus de montagnes dénudées que de massifs montagneux intégralement boisés. L'explication en est simple, l'homme, les défrichements et les feux sont responsables de la destruction d'un manteau sylvestre initial. Les formations de montagne étant installées sur des sols le plus souvent superficiels, ou couvrant des pentes abruptes, facilement érodables par ravinement ou glissement, étant violemment irradiées lorsque les brumes et nuages s'entrouvrent sont particulièrement instables et vulnérables aux incendies. *C'est le feu qui a détruit les formations montagnardes primaires.* Les bambuseraies, les bois de séneçons, peuvent être eux aussi incendiés en dépit des sols spongieux, couverts de couches épaisses de mousses gorgées d'eau dans les hautes montagnes de l'Afrique équatoriale orientale (Kenya, Ruwenzori (4)). Or, soit que la faible couche de terre soit arrachée par les pluies après la destruction de la couverture végétale, soit que la réinstallation d'une végétation soit toujours difficile et lente à haute altitude du fait du climat, on comprend que la montagne puisse demeurer définitivement dépourvue de toute végétation ligneuse après incendie ou défrichement. Le fait essentiel à retenir et dont il faut tirer toute la conclusion est que lorsqu'un pays tropical humide de haute altitude est totalement inhabité, les formations ligneuses, parfois naines et parfois inextricables, les recouvrent d'un manteau continu sur les escarpements les plus raides, jusqu'aux crêtes les plus aiguës. Des arrachements de terre peuvent s'y produire pendant les saisons pluvieuses, mais les coulées de terre sont à la longue reconquises par la végétation lianoïde et arbustive. Les photographies des hautes crêtes boisées du Tsaratanana et du Marojejy (7) à Madagascar sont à cet égard particulièrement démonstratives; alors que certains contreforts à la base du Tsaratanana sont en proie à une érosion intense qui les transforme en extraordinaires paysages dénudés de « bad lands ». On connaît les magnifiques photographies qui ont été publiées de la végétation du Ruwenzori et des volcans de la chaîne des Virunga qui montrent cette splendeur de la végétation sous le climat équatorial de haute montagne, doux ou froid selon l'altitude, mais à température moyenne peu variable dans l'année, et sur des sols saturés de l'eau des pluies et des brouillards.

LES CLIMAX FORESTIERS DANS LA ZONE INTERTROPICALE

Nous arrivons alors à ces conclusions générales très importantes d'écologie tropicale que dans les pays tropicaux la végétation primaire

est sous les climats humides une végétation de forêt dense, ou plus généralement de végétation ligneuse dense et, sous les climats semi-arides, encore une végétation ligneuse, biologiquement différente des précédentes, fermée ou ouverte; lorsqu'elle est ouverte il y a transition vers des formes mixtes graminéennes et forestières. Dans les régions semi-désertiques les formations climax sont encore des steppes à végétation ligneuse, de sous-arbrisseaux nains et de succulents, très ouvertes, où les herbacées pérennes (graminées) n'ont plus une place prépondérante, alors qu'au contraire les herbacées annuelles abondent en saison estivale pluvieuse. Tels sont à notre avis les grands types climaciques de végétation tropicale.

Je suis allé autrefois plus loin encore à propos des formations mixtes graminéennes et forestières, mais je me contenterai de résumer ici mes conclusions. Je suis arrivé à la conviction que ces formations mixtes appelées communément savanes boisées et forêts claires ne sont climaciques que dans des pays très arides, où vu la pénurie d'humidité dans le sol, les systèmes radiculaires des arbustes et des arbres sont dans l'obligation de s'étendre et, arbustes et arbres donc de laisser des intervalles suffisants entre eux, lesquels sont évidemment occupés par une végétation graminéenne qui, avide de lumière et proliférante comble rapidement les vides.

C'est le cas extrême par exemple, de ces peuplements sahéliens d'arbres épineux, que logiquement on pourrait appeler aussi des « forêts claires à *Acacia* », qui se trouvent sur des sables à la périphérie du désert. Mais dans les régions qui ne sont que semi-arides, où la saison des pluies est encore assez longue (région soudano-guinéenne par exemple), où la végétation arborescente est dormante durant la saison sèche et ne requiert donc pas beaucoup d'eau en dépit du fort déficit de saturation qui s'y produit, *le conflit arbre-graminée, forêt-savane ne peut manquer d'éclater.* Les graminées habituelles des savanes sont très héliophiles et supportent non ou mal d'être sous l'ombrage des arbres; elles dépérissent et si les cimes du couvert forestier se rejoignent, lorsque ce couvert se ferme, elles disparaissent parfois complètement. Inversement, les graminées lorsqu'elles se développent librement en groupements denses empêchent ou entravent le développement des semis et des jeunes plants des espèces ligneuses. Une formation faite d'un mélange, d'une communauté d'arbustes et d'une communauté de graminées est donc sauf le cas exposé plus haut des pays arides, une anomalie, un groupement antinaturel, où la végétation forestière, où la végétation herbacée dans cette union apparente devrait l'emporter. Dans la plupart des cas, si des facteurs extérieurs n'intervenaient pas en faveur des herbages comme les feux de brousse annuels et les défrichements, la strate forestière finirait par l'emporter, car elle a pour elle la position dominante, la longévité, la puissante installation en profondeur dans le sol, la vigueur de la souche. Rarement en fait elle peut emporter la décision, et une sorte de fire-climax, de climax du feu, finit par acquérir une stabilité apparente, sous forme d'une savane boisée. Mais alors quel est le vrai

climax? Pour moi, — je n'ai aucun doute à ce sujet —, c'est la forêt sèche dense, formation fermée constituée en grande partie des mêmes espèces ligneuses qui existent dans la savane boisée (1, 3). Des preuves expérimentales ont été apportées de la possibilité de la reconstitution d'un type forestier par simple protection contre les feux assurée pendant des temps plus ou moins longs (5, 6, 8, 34). Il existe aussi des vestiges, rares il est vrai de ces anciennes forêts sèches denses (1, 3, 9). Mais je ne veux pas m'étendre ici plus longtemps sur ce sujet que j'ai largement développé ailleurs.

En résumé dans des conditions climatiques analogues à celles du climat soudano-guinéen la formation climacique n'est ni la savane boisée, ni même la forêt claire, l'une et l'autre dégradées que nous voyons aujourd'hui, mais une forêt sèche dense à faciès variés, où les graminées n'occupaient que des emplois secondaires de compagnes dans les sous-bois clairiérés.

Des objections à ces affirmations viennent immédiatement à l'esprit. Tous ceux qui ont voyagé dans les pays tropicaux ont vu plus souvent des montagnes pelées que des montagnes boisées, de médiocres savanes arbustives que de forêts sèches denses, parfois aussi plus de savanes strictement herbeuses que de savanes boisées, et *même beaucoup de savanes herbeuses dans des régions de grande forêt.* C'est toute l'écologie qui semble en défaut confrontée avec ces observations que l'on peut faire aujourd'hui selon lesquelles *sous climat très humide comme sous climat semi-aride peuvent se rencontrer d'immenses étendues de savanes purement herbeuses ou presque.* Pour nous chez qui le déterminisme écologique est le fil conducteur sûr, il y a des explications à trouver à ces faits apparemment contradictoires. Puisque dans des conditions très médiocres de climat, nous avons montré que les sols étaient tout de même couverts de formations forestières, forêts denses ou fourrés, ou au pis de formations mixtes forestières et graminéennes comment peut-il se faire que dans des conditions biologiques bien meilleures, celles du climat forestier, il puisse y avoir des étendues considérables de savanes herbeuses ou très médiocrement arbustives même dans des régions presque inhabitées. L'écologiste s'y perd peut être d'abord mais doit finalement comprendre et espérer convaincre.

SAVANES ANTHROPIQUES

Les défrichements, les incendies et les feux de brousse ont largement transformé les paysages végétaux des régions tropicales.

Le défrichement des forêts est un fait d'hier et d'aujourd'hui qui prend de plus en plus d'ampleur avec le développement démographique et économique dans les pays tropicaux. S'il y a encore tout de même des régions où la végétation paraît intacte et peut être considérée comme le type climacique, surtout dans les régions humides de grande forêt, c'est parce qu'elles sont demeurées pratiquement inoccupées par l'homme jusqu'aujourd'hui. Tandis que partout ailleurs où sont établies depuis

longtemps les populations, la dégradation de la végétation est un fait acquis. Effectivement il y a beaucoup de savanes anthropiques dans la forêt dense. Ce sont des faits évidents, aussi nous n'avons pas l'intention de développer ce sujet, bien connu et qui a alimenté une abondante bibliographie. Beaucoup de savanes herbeuses ou quasi herbeuses des régions forestières sont le dernier terme d'une série régressive : forêt dense humide, défrichements, cultures-formations secondaires, défrichements-cultures et finalement savane herbeuse brûlée chaque année à la saison sèche.

Sur les lisières actuelles forêt-savane, la savane herbeuse anthropique (à *Pennisetum*, Afrique occidentale) est d'ailleurs colonisée assez rapidement par quelques espèces arbustives banales, très résistantes aux feux de brousse, qui en dépit de la concurrence des hauts herbages réussissent à s'y installer. Ce processus a été étudié par nous-mêmes autrefois en Côte-d'Ivoire et en Guinée ex-française sur la périphérie de la forêt (1-3). A la longue la colonisation se renforce d'autres éléments et finalement les savanes boisées sur ancien sol de forêt dense humide défriché arrivent à ressembler par l'aspect comme par la flore aux savanes boisées et forêts claires issues de la dégradation des anciennes forêts sèches denses. En général, la reconstitution forestière a tendance à se développer dans les savanes herbeuses anthropiques, soit sous forme d'une formation secondaire fermée, soit d'une savane boisée. L'explication anthropique souvent satisfaisante ne peut cependant à notre avis être valable pour certaines régions entièrement ou presque recouvertes de savanes herbeuses ou pauvrement arbustives. Nous y reviendrons à propos des exemples que nous exposons plus loin.

SAVANES ÉDAPHIQUES

Mettons tout de suite à part le cas des savanes herbeuses édaphiques. Il y a des sols qui sont inaptes à porter une végétation ligneuse. Ce sont ceux où une couche imperméable se trouve à la surface ou près de la surface du sol. Un exemple fréquent est celui des « demboes », dépressions topographiques peu accusées, colmatées, où stagnent les eaux des pluies. Un autre cas est celui de sols sableux peu profonds recouvrant encore une couche d'argile peu profonde, et mal drainés. En saison sèche, le milieu est très sec, et en saison des pluies il est gorgé d'eau et parfois inondé. Aucune végétation forestière ne tolère ces sols alternativement secs et gorgés d'eau, aucune plantule ne peut s'installer dans ces conditions. Parfois la couche imperméable affleure sous l'aspect d'une cuirasse ferrugineuse non fissurée. Seules des herbacées peuvent vivre dans les craquelures superficielles de la croûte et dans les cavités où s'accumule un peu de terre. Beaucoup de petites savanes herbeuses incluses en forêt ont cette origine. Les bancs de sable récemment exondés portent aussi une végétation pionnière herbeuse.

En général ces savanes édaphiques n'ont que des aires relativement petites et se présentent sous forme de clairières à l'intérieur des formations forestières.

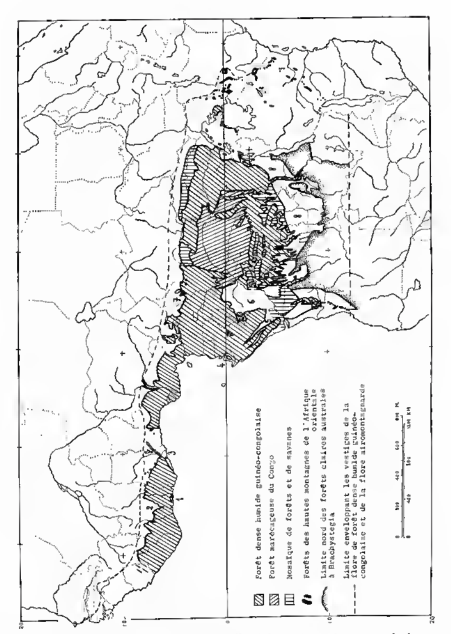


Fig. 1. — La forêt guinéo-congolaise actuelle et les secteurs de savanes herbeuses aberrantes (limites révisées d'après les documents les plus récents de Letouzey (Cameroun) et Devred (Congo) : **1**, Savanes herbeuses à boqueteaux de la région des lagunes en Côte d'Ivoire. — **2**, Le saillant ou V du Baoulé (Côte d'Ivoire). — **3**, Les savanes de la côte du Ghana et des plaines de la basse Volta. — **4**, Les savanes herbeuses (plaines) du Gabon. — **5**, Savanes herbeuses ou pauvrement arbustives de la Ngounié, de la Nyanga et du Niari (République du Congo). — **6**, Savanes herbeuses des plateaux batékés (République du Congo). — **7**, Savanes herbeuses arbustives de la haute Sanga (République centrafricaine). — **8**, Savanes herbeuses du Congo méridional.

LES RÉGIONS DE SAVANES HERBEUSES ÉCOLOGIQUEMENT ABERRANTES

L'objet principal de notre étude est de répondre à cette question : *lorsque les sols ne peuvent être mis en cause, ni l'action anthropique, et qu'il s'agit de vastes régions de savanes sous climat favorable aux forêts denses, humides ou sèches, quelle est la cause de ces paysages écologiquement aberrants?*

Nous allons exposer un certain nombre de cas d'espèces, et de tout le faisceau des faits d'observation nous tenterons une explication d'ensemble cohérente.

LES SAVANES HERBEUSES A BOQUETEAUX DE LA RÉGION DES LAGUNES EN COTE-D'IVOIRE

La région côtière de la Côte-d'Ivoire entre Fresco à l'Ouest et la frontière du Ghana à l'Est est remarquable par un chapelet de grandes lagunes réunies par des marécages qui sont d'anciennes lagunes colmatées par les alluvions fluviales. Autrefois une seule lagune s'étendait sans discontinuité, séparée de la mer par un cordon littoral plat, large de quelques kilomètres à quelques dizaines de mètres seulement. La plage littorale est absolument rectiligne sur 300 km environ, ou plutôt dessine un angle de près de 180° dont le sommet rentré vers l'intérieur est à hauteur d'Abidjan. Le bord des lagunes côté terre est au contraire extraordinairement découpé en baies profondes. C'est évidemment une ancienne côte marine. Le plateau sablo-gréseux tertiaire qui constitue ici le rebord du continent se termine assez abruptement au-dessus des lagunes, parfois d'une hauteur de 95 m (Bingerville).

Le cordon littoral plat est boisé mais rayé parfois de lignes de savanes étroites, parallèles à la Côte, sur bancs de sable alternant avec des rides boisées qui sont les restes d'anciens fossés de drainage, qui se formaient parallèlement à la mer sans pouvoir trouver un exutoire. Il est coupé en de rares points par les embouchures des fleuves, Niounourou à Fresco, Bandama à Grand-Lahou, Comoé à Grand-Bassam, Bia-Tanoé à l'Ouest et près d'Assinie.

Le plateau littoral forme une étroite bande de grès tertiaires qui borde les lagunes. D'un modelé mou il est coupé par les basses vallées des nombreuses rivières aux eaux jaunes qui se jettent dans les lagunes, et par les vallées courtes très ramifiées aux versants raides de petites rivières qui ne drainent que le plateau; les eaux de celles-ci coulant sur des sables, sont toujours claires, à peine salies à la saison des pluies. La forêt dense humide sempervirente le recouvre mais des savanes, parfois très étendues, rompent de place en place le manteau forestier. Ce sont des savanes herbeuses, garnies de quelques peuplements clairs de rôniers *(Borassus flabellifer)* et par places de boqueteaux. Elles sont brûlées annuellement. Le sol de ces savanes est de la même nature que celui

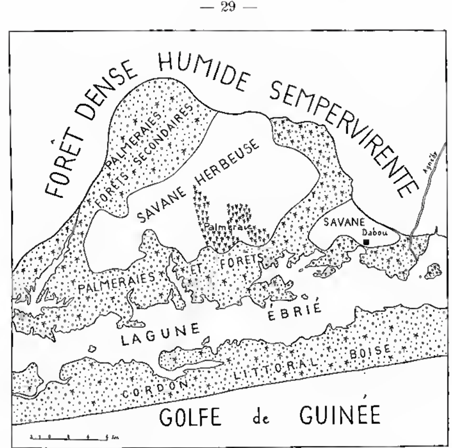


Fig. 2 — Type de savanes littorales en Côte-d'Ivoire. Les savanes herbeuses à boqueteaux de Dabou.

de la forêt environnante, seulement un peu moins riche en matière organique dans l'horizon superficiel. On y a installé avec succès près de Dabou des plantations de palmiers à huile.

L'existence de ces savanes sur le plateau a posé depuis longtemps le problème de leur origine. Leur présence en effet étonne sous un climat quasi équatorial : saison sèche de 1-2 mois écologiquement tempérée par la tension de vapeur d'eau toujours très élevée, déficit de saturation constamment très faible, pluviosité atteignant 2 m d'eau, climat donc éminemment favorable à la forêt dense humide, celle-ci étant par ailleurs au contraire desservie dans une certaine mesure par le sol sablonneux très perméable et pauvre en éléments nutritifs. Cependant elle existe autour des savanes sur les mêmes sols, nullement décadente et d'une grande exubérance.

On a mis en cause les défrichements. Il est probable que la région

lagunaire a dû être habitée depuis très longtemps par des populations attirées là par les facilités de communication offertes par les lagunes et par les possibilités de pêche. Les populations ont défriché la forêt pour la cultiver. De fait, tout autour des grandes savanes côtières, la forêt est souvent transformée en une vaste palmeraie d'*Elaeis guineensis* d'origine évidemment anthropique. Dans les savanes de Dabou et de Bingerville des boqueteaux isolés sont parfois devenus après défrichements et cultures des touffes de palmeraie. Cependant depuis cinquante ans que ces savanes sont observées, nul cas n'a été noté d'un recul des lisières de la forêt. Au contraire, là où le feu n'est plus passé, dans une plantation de caféiers par exemple, — car on a tenté de planter des caféiers dans des savanes —, l'envahissement du sol est visible par des espèces forestières typiques de la forêt secondaire. Certains boqueteaux dans les savanes de Bingerville apparaissent être en extension, sous la conduite d'ailleurs d'une essence exotique, le goyavier *(Psidium guajava)*.

La puissance d'installation de la forêt en basse Côte-d'Ivoire, même sur les sols sableux de la région des lagunes, constatée au surplus par ce fait qu'aucune savane n'y est en extension en dépit d'une activité humaine certainement plus grande qu'autrefois, semble devoir faire rejeter à la fois l'hypothèse « savanes édaphiques » et aussi celle d'une origine anthropique. En quelque sorte les conditions du milieu présent sont telles que ces savanes ne devraient pas exister. Puisqu'elles existent c'est qu'elles se sont établies sous un climat sec antérieur au climat actuel plus humide. Depuis l'humidification climatique, la forêt a tendance à les envahir. Comme sa puissance d'envahissement est grande, qu'elle demeure en dépit de l'action de retardement due aux défrichements et aux feux de brousse, et puisque des plaques herbeuses subsistent encore de nos jours, c'est que les conditions climatiques qui ont permis la formation des savanes furent celles d'une période relativement récente et que nous assistons encore de nos jours au développement de la colonisation forestière consécutive à l'humidification climatique.

LE SAILLANT DES SAVANES HERBEUSES OU ARBUSTIVES DU BAOULÉ EN COTE-D'IVOIRE

Les lisières de la forêt dense qui sont environ à 300 km à vol d'oiseau de la mer, dans l'ouest et dans l'est de la Côte-d'Ivoire, le long des frontières du Libéria et du Ghana s'infléchissent brusquement vers la côte dans la région centrale, dessinant une poche étroite en forme de V, ayant son sommet un peu au nord de Tiassalé sur le fleuve Bandama, et un axe Bouaké-Tiassalé, de direction sensiblement Nord-Sud. Cette poche est habitée par les baoulés dont le cœur du pays est Bouaké ; on la désigne souvent sous le nom de saillant du Baoulé.

Le fond de ce coin de savanes enfoncé dans la masse de la forêt est tacheté de forêts, tandis que sur sa bordure ouest, la forêt au-delà des lisières est encore criblée de savanes. La séparation entre forêt et savane, toujours précise dans le détail est parfois vague à grande échelle, tant



1. — Vue d'ensemble des savanes herbeuses à boqueteaux de Dabou (Côte-d'Ivoire). Au premier plan, la lagune Ebrié et ses rives boisées. (Photo Aubréville.)



2. — Au-dessus des savanes herbeuses du Gabon, trouées de cirques d'érosion éteints. (Photo Sarlin C. T. F. T.)

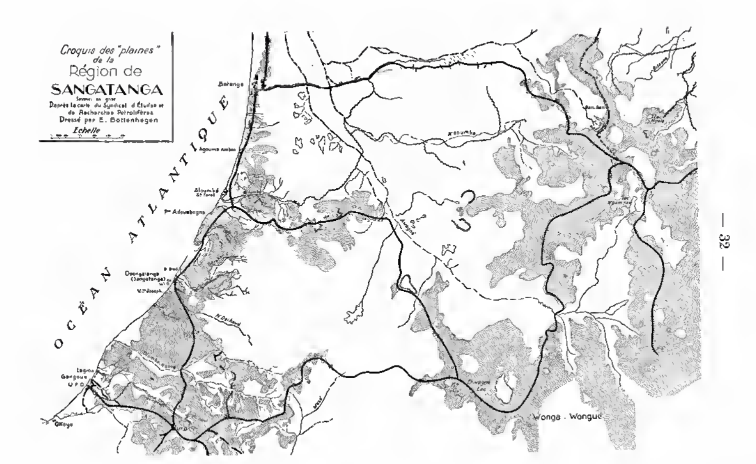
l'interpénétration est grande. Les savanes du saillant sont garnies d'une flore forestière arbustive soudano-guinéenne très pauvre à *Terminalia glaucescens*, *Vitex cuneata*, *Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga*, *Bauhinia Thonningii*, etc..., flore banale colonisatrice des savanes anthropiques les plus récentes.

Là encore le problème de l'origine s'est posé. Cette avancée des savanes en pointe jusqu'à une centaine de kilomètres seulement de la mer doit recevoir une explication. Le climat est toujours forestier, bien que l'on se trouve ici dans un couloir de sécheresse relative; la forêt y trouve de moins bonnes conditions de vie. Mais surtout les conditions édaphiques sont médiocres. Le sol est très sablonneux, le sous-sol granito-gneissique. Cependant non loin de là on trouve, un peu plus à l'ouest, des sols également sablonneux couverts d'une forêt dense du type semi-décidu, moins belle peut-être que le type habituel qu'elle revêt en Côte-d'Ivoire, mais forêt dense tout de même qui se contente de ces sols sablonneux trop perméables où elle souffre incontestablement durant la saison sèche surtout par les périodes du vent desséchant d'est (harmattan). Défrichée, sa reconstitution est vraisemblablement plus difficile que sur bons sols. Mais écologiquement parlant, elle pourrait exister aussi dans tout le saillant du Baoulé.

L'hypothèse anthropique est tentante pour expliquer ce saillant des savanes, d'autant plus que les baoulés qui l'habitent sont des grands défricheurs, cependant l'importance territoriale de ces savanes en pays forestier laisse de sérieux doutes sur sa généralisation.

LES SAVANES HERBEUSES DES « PLAINES » DU GABON

Au sud de l'estuaire du Gabon et presque jusqu'à l'embouchure du Congo, sur des formations côtières tertiaires de sables, de grès tendres et de d'argiles, en pleine zone équatoriale (la ligne de l'équateur traverse l'estuaire du Gabon) on peut voir d'inattendus paysages de forêts et de grandes savanes plaquées sur un relief ondulé. La forêt occupe généralement le fond des vallées mais aussi elle se divise en bois et boqueteaux qui paraissent distribués au hasard sur des croupes, des plateaux, des versants, dans toutes sortes de positions topographiques. De place en place ces collines savanisées sont creusées de grands entonnoirs spectaculaires, avec parois d'amont verticales, en forme de cirques, d'où le nom de « série des cirques » donné par les géologues à ces formations du tertiaire continental. Quelques-uns, parmi les plus grands, dont un a plusieurs kilomètres de diamètre, sont en pleine phase d'activité érosive (3); les falaises rouges taillées à vif dans ces sédiments friables reculent lentement, et le fond de l'entonnoir est sculpté en arêtes vives ruiniformes. La végétation forestière s'est installée dans les creux et progresse elle aussi dans les ravineaux jusqu'au pied des falaises. D'autres cirques sont morts, leurs parois se sont affaissées, les contours et les pentes se sont adoucis; ils sont fixés par la savane herbeuse, mais leur forme reste bien visible. Parfois du sommet d'une croupe plus élevée, on aperçoit la mer au loin, vers l'ouest,



Source : MNHN, Paris

tandis que, à l'horizon opposé, s'étend la grande masse de la forêt équatoriale continue.

Ces savanes herbeuses, aux herbages peu denses, pratiquement sans la moindre végétation arbustive ont reçu le nom de « plaines » au Gabon, sans doute parce que dans ces grandes éclaircies inattendues de la forêt équatoriale, la vue s'étend très loin, comme dans les plaines de l'Europe.

Le climat est subéquatorial; pluviosité de $\pm$ 2 m; existence d'une saison sèche de trois mois, très marquée, régulière, pouvant certaines années dans le secteur sud durer quatre mois, exceptionnellement plus, mais saison peu aride, la tension de la vapeur d'eau étant élevée en permanence et le déficit de saturation moyen mensuel étant constamment faible. C'est un climat forestier attesté d'ailleurs par la forêt vigoureuse qui partage ces sols érodables avec la savane.

La tendance évolutive de la végétation forestière est expansive. La forêt qui a colonisé le fond des cirques et dont l'avant-garde d'arbrisseaux et de lianes grimpe jusqu'au pied des falaises en est une manifestation. Il y en a d'autres. Les études sur la régénération naturelle de l'essence forestière la plus exploitée de la forêt gabonaise, l'okoumé *(Aucoumea Klaineana)* apportent des renseignements intéressants. L'okoumé est un grand arbre très commun au Gabon. C'est une espèce de lumière qui ne peut se reproduire qu'exceptionnellement dans les sous-bois sombres de la forêt, mais dont les jeunes plants envahissent spontanément par exemple les talus des routes et plus généralement tous les espaces temporairement découverts, tels que les terrains de culture. Les graines ailées légères, la croissance rapide de cette espèce à bois dense, en favorisent naturellement la distribution. L'okoumé a ainsi le tempérament d'une espèce pionnière de la colonisation des savanes. De fait, lorsqu'on se trouve dans une savane herbeuse entourée des lisières de la forêt on a souvent l'impression que cette forêt est une forêt d'okoumé, car beaucoup d'arbres sur les lisières sont des okoumés aux cimes aisément reconnaissables. En réalité ce n'est qu'une bande périmétrale de la forêt qui est ainsi constituée d'okoumés; à l'intérieur cette espèce se raréfie. Si on a la curiosité de traverser cette bordure forestière, on peut parfois constater qu'elle est faite sur une profondeur de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres d'un gaulis de jeunes okoumés qui se pressent et se disputent la place et la lumière en bordure de la savane. Incontestablement, la forêt ici gagne sur la savane et l'okoumé est un de ses meilleurs pionniers. J'ai autrefois parcouru cette région, et fait de nombreuses observations qui permettent d'affirmer que cette tendance évolutive positive de la forêt au détriment des savanes gabonaises est nette. L'okoumé n'en est d'ailleurs pas le seul agent. La progression forestière est cependant retardée par les feux de brousse annuels, qui détruisent les jeunes plantes et semis trop audacieux pour s'établir au-delà des lisières; mais de plus, ces feux lorsqu'ils sont poussés par le vent grillent les feuillages de la végétation bordière, peuvent même pénétrer dans le sous-bois et faire périr des parcelles de la forêt. Les lisières ainsi grignotées par les feux se signalent très visiblement par les alignements des fûts des arbres et arbustes morts.

Le conflit entre la forêt en expansion et les feux de la savane, gêne ou arrête évidemment la progression de celle-là, aussi ceux qui ont visité ce curieux pays en rapportent souvent l'opinion que les limites forêt-savane sont fixées. Cependant lorsque une petite aire de savane est indemne des feux annuels durant un certain temps, les espèces de forêt sortent des lisières et colonisent la savane qui à la longue se ferme; le couvert forestier dès qu'il est constitué élimine sous lui les graminées (3, 10, 11). L'okoumé, l'ozouga *(Sacoglottis gabonensis)*, l'éveuss *(Klainedoxa gabonensis)* se remarquent particulièrement parmi les colonisateurs.

Ainsi l'écologie et les observations sur le terrain permettent de conclure que ces savanes herbeuses gabonaises sont véritablement aberrantes. On comprend que les feux aujourd'hui empêchent la forêt de les envahir, mais ceux-ci ne suffisent pas à expliquer comment de telles formations de savane peuvent exister ici sous l'équateur, en mélange avec une forêt qui cherche à s'étendre à leur dépens.

On pense évidemment tout de suite à une origine anthropique. Le pays est très peu habité; dans de vastes secteurs il est même vide d'habitants. Mais à cette objection on peut faire valoir qu'il n'en a pas toujours été ainsi. L'esclavage a ravagé autrefois ce pays, dont la côte, où la barre habituelle des plages de la côte de Guinée est ici absente, était propice aux embarquments des négriers. On a constaté aussi dans les couches superficielles du sol de la forêt la présence de traces de charbon, de débris de poteries. Mais ceci ne prouve cependant pas que la population était assez dense pour avoir détruit la forêt qu'elle occupait.

Personnellement j'ai soutenu cette opinion autrefois (3). Dans une région du bassin de la Ngounié, à l'intérieur de la forêt gabonaise, j'avais eu l'occasion d'observer comment une forêt occupée pouvait disparaître, et comment après une première phase de cultures sur défrichements en forêt, la population pouvait être amenée à émigrer en bloc dans une autre région de forêt primaire parce que les terres étaient épuisées et surtout envahies par une végétation ligneuse et herbacée secondaire dont il devenait difficile de se débarrasser pour cultiver. Dans ces terres abandonnées, les feux de brousse annuels effectuaient à la longue un nettoyage des rémanents forestiers, consolidaient l'emprise d'une savane herbeuse, tandis que la forêt se maintenait par places sous forme de boqueteaux, là où sa dégradation était moins profonde.

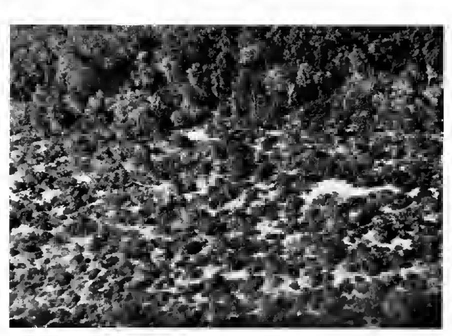
L'explication anthropique est certainement partiellement valable. C'est une grande difficulté d'apporter des conclusions sur la valeur d'une hypothèse lorsque plusieurs facteurs actifs sont en opposition.

Je ne crois plus aujourd'hui que cette explication puisse être généralisée à toutes les savanes des « plaines » du Gabon. D'autres hypothèses que nous exposerons plus loin me semblent mieux à l'échelle de l'importance territoriale des savancs aberrantes, surtout si au-delà des faits locaux on examine le problème sur le plan de toute la zone tropicale.

Au surplus les prospections du Service forestier en vue d'étudier la composition moyenne de la forêt gabonaise en espèces exploitables, ont mis en évidence un autre fait qui me paraît très important.



3. — Lisières de la forêt congolaise dans le haut-Ouelle. Mosaïque de massifs forestiers très découpés, de forêt digitée en extension et de savanes herbeuses ou arbustives. (Photo Aubréville.)



4. — Une savane incluse dans la forêt gabonaise, en voie de colonisation par la végétation forestière. (Photo Sarlin C. T. F. T.)

Source : MNHN, Paris

Il y a plusieurs types de forêts au Gabon. Des forêts primaires de l'intérieur sur le vieux socle cristallin peuvent être caractérisées par l'abondance d'espèces de grandes légumineuses. Il existe aussi une forêt typique où deux arbres dominent, l'alep *(Desbordesia glaucescens)*, l'un des plus grands arbres du Gabon, et le miama *(Calpocalyx Heitzii)*. Ces deux types constituent le principal de la forêt gabonaise. Fait curieux, dans le secteur maritime de la forêt des « plaines », ils n'existent plus.

Cette forêt est une formation très spéciale caractérisée notamment par l'abondance de l'okoumé *(Aucoumea Klaineana)* et de l'ozouga *(Sacoglottis gabonensis)*, précisément par ces deux espèces dont nous avons plus haut signalé le caractère envahissant. Elle est moins riche floristiquement que les forêts de l'intérieur. *J'en conclus qu'il s'agit d'une forêt nouvelle, installée depuis des temps récents dans la bande littorale des sédiments tertiaires.*

Ainsi la distribution si curieuse de forêts et de savanes herbeuses dans le secteur maritime de la série des criques, serait due à une forêt pionnière en cours de progression, celle-ci étant toutefois ralentie par les feux de brousse et par places par l'occupation humaine.

Le mystère persiste donc sur l'origine récente de cette forêt spéciale et de cette savane, en plein pays équatorial humide et forestier.

LES SAVANES DES VALLÉES DE LA NGOUNIÉ, DE LA NYANGA ET DU NIARI EN AFRIQUE ÉQUATORIALE

Entre le massif précambien des Monts de Chaillu à l'intérieur du Gabon, recouvert par la forêt dense équatoriale, et les collines rubannées du Mayombé qui constituent parallèlement au littoral une bande également forestière, s'étendent les savanes de la Ngounié affluent de l'Ogooué, auxquelles succèdent vers le sud celles de la Nyanga puis celles du Niari qui conduisent à proximité de Brazzaville. Elles recouvrent un soubassement précambien schisto-calcaire donnant des sols très argileux.

Elles dessinent une sorte de golfe de savanes qui avance profondément dans la ceinture équatoriale de la forêt, prolongeant ainsi curieusement vers le nord la grande Région chorologique soudano-zambézienne des savanes de l'Afrique australe. Dans le fond du « golfe », ces savanes sont herbeuses, mais lorsqu'on les suit en allant vers le sud, petit à petit des espèces arbustives apparaissent qui leur donnent l'aspect de savanes pauvrement arbustives. Cette flore forestière compte très peu d'espèces; ce sont des espèces banales répandues dans une large partie de l'Afrique soudano-zambézienne, espèces ubiquistes, très résistantes au feu, et de grand pouvoir colonisateur (les plus communes : *Hymenocardia acida, Anonna arenaria, Bridelia ferruginea, Sarcocephalus esculentus;* puis des *Syzygium, Vitex, Psorospermum, Gardenia, Millelia, Dichrostachys).* Elle a donc tous les caractères d'une flore secondaire; sa pauvreté et sa banalité indiquent que son installation est récente.

Fréquemment des' blocs d'une latérite ferrugineuse scoriacée sont épars et gisants dans la savane, restes d'anciennes cuirasses désagrégées.

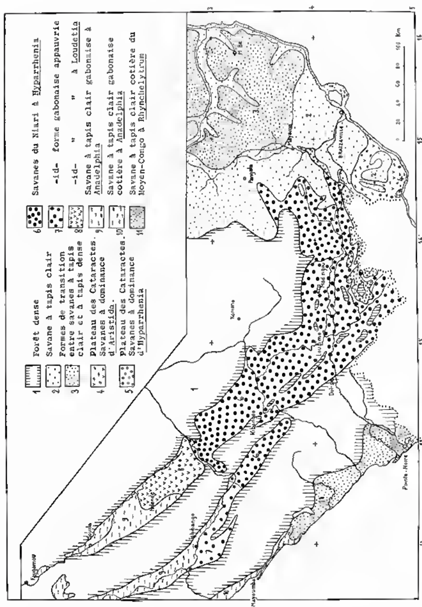


Fig. 4. — Les savanes des vallées de la Ngounié de la Nyanga et du Niari. Carte schématique extraite d'une étude de J.L. Trochain et J. Koechlin, « Les pâturages naturels du Sud de l'A. E. F. », *Bull. Inst. Et. Centrafricaines*, Brazzaville 15-16 : 59-83 (1958).

Ces savanes alternent avec des boqueteaux, des massifs aux lisières très déchiquetées et des galeries forestières.

Dans la Ngounié-Nyanga les sols sont plus sableux, la savane est constituée d'un tapis clair à *Anadelphia* ou à *Loudetia.* Dans la vallée du Niari le tapis graminéen de grandes andropogonées est parfois très dense.

Le climat est encore forestier. Dans la vallée du Niari il devient moins humide. La pluviométrie s'abaisse à 1 300 mm; la saison sèche s'allonge, intense durant quatre mois, plus longue certaines années; mais elle demeure peu aride en raison d'un déficit de saturation faible. Ces conditions peuvent encore comporter la présence d'une forêt dense humide semi-décidue. Partout en dehors de ces plaines et plateaux désolés couverts de la haute savane à *Hyparrhenia*, celle-ci est présente par des vestiges sur les plateaux schisto-gréseux dits des Cataractes et sur les parties méridionales du massif gabonais.

Les mêmes questions que nous nous sommes posées, et que nous nous poserons à propos de toutes les savanes en zone équatoriale, au climax forestier, se présentent au sujet de leur origine et de leur histoire. Les hypothèses anthropiques sont toujours douteuses eu égard à la très faible densité des populations, à la vigueur de la végétation forestière, et à la grande échelle territoriale des savanes considérées. Ce sont bien encore des savanes aberrantes.

LES SAVANES DES PLATEAUX BATÉKÉS ET DE LA HAUTE SANGA EN AFRIQUE ÉQUATORIALE

En approchant de Brazzaville-Léopoldville venant de l'ouest les paysages changent. On pénètre alors sur d'épaisses assises de grès secondaires (crétacé et jurassique) dites du continental intercalaire, qui constituent une grande auréole autour de la cuvette tertiaire et quaternaire du Congo. Les plateaux batékés au nord de Brazzaville en font partie, de même les plateaux bayas de la haute Sanga, les premiers au sud de la bande forestière équatoriale, les seconds au nord. Les sols sont sableux, très perméables, fortement lessivés. Les rivières qui y découpent des vallées assez profondes coulent des eaux claires. Une savane herbeuse, basse, de fines graminées *(Loudetia)* recouvre ces paysages tabulaires, ou de dômes et de collines aux larges ondulations, à l'exception de galeries forestières et de boqueteaux logés dans des creux des versants. Parfois elle est garnie de petits peuplements arbustifs, notamment d'*Hymenocardia acida.*

Ces savanes batékés forment un large « golfe » dans la zone forestière équatoriale entre le bassin gabonais boisé de l'Ogooué à l'ouest et la cuvette boisée marécageuse de la Sanga à l'est, et c'est une chose étonnante que ces paysages herbeux qui se prolongent jusque sous l'équateur lui-même. Quelle explication en donner?

La pluviométrie est moins élevée qu'au Gabon ou que dans la cuvette congolaise, sans être cependant inférieure à 1 500 mm. La saison sèche dure de un à trois mois, quatre mois vers Brazzaville. Le déficit de satu-

ration est moyen et faiblement variable. Les conditions climatiques quoique moins bonnes, à latitude égale, que dans les régions forestières voisines à l'ouest et à l'est sont donc encore favorables à la forêt dense humide. Le sol sableux suffit-il à donner l'explication de ces savanes équatoriales? Certainement pas, car les exemples de sols également sableux portant tout de même des forêts denses ne manquent pas dans ces mêmes conditions de climat (forêt dense humide semi-décidue de Mayama, région de Brazzaville, sur plateau très sableux; environ 1 700 mm de pluies, une saison sèche de quatre mois).

Résultat de l'occupation humaine? Raison non valable non plus, le pays est très faiblement habité. Les feux de brousse parcourent les savanes, mais leurs maigres aliments herbeux ne les rendent pas très dommageables pour les lisières forestières.

La tendance évolutive de la végétation est dirigée vers la forêt. Une curieuse démonstration involontaire s'observe dans des boqueteaux qui dans un certain secteur garnissent en grand nombre les collines. Ils sont dus à une curieuse coutume de la population. Celle-ci installe ses cultures et ses villages de préférence *en savane*. Des palmiers *Elaeis* issus des graines tombées des régimes de fruits apportés pour la fabrication de l'huile de palme s'implantent spontanément dans ces villages; les piquets des clôtures faites de tiges et de branches de deux espèces qui se bouturent avec une extrême facilité, *Ficus* sp. et *Milletia Laurentii*, s'enracinent et se couvrent de rameaux et de feuilles; d'autres espèces arbustives s'introduisent; ainsi le village devient une petite oasis de végétation forestière dans la savane nue. A un moment donné les habitants parce qu'ils estiment que leur village est trop « sale de verdure », ou bien parce qu'ils pensent qu'il est opportun de déplacer leurs cultures sur des terres neuves, émigrent et vont fonder un autre village plus loin dans la savane. Dans l'ancien village abandonné, la végétation forestière qui s'accroît vraisemblablement de graines apportées par les animaux forme un véritable petit bois constitué d'espèces de forêt secondaire.

Incontestablement donc les plateaux de grès dans une ambiance humide équatoriale devraient être boisés. Pourquoi ne le sont-ils pas? Ce sont encore des exemples typiques de régions à savanes aberrantes.

UN HIATUS BIOLOGIQUE ABERRANT : LES SAVANES DU CONGO MÉRIDIONAL

J'ai déjà signalé en 1949 (1) l'anomalie écologique présentée par les régions de savanes herbeuses nues ou pauvrement boisées qui sur des aires considérables font suite vers le sud à la forêt dense équatoriale laquelle sans solution de continuité s'étend du Gabon à la cuvette congolaise et aux hautes montagnes de la dorsale Congo-Nil. Les régions savanisées que nous venons d'examiner dans les vallées de la Ngounié, et du Niari au sud du massif forestier gabonais, ou sur les plateaux batékés ne sont que des extensions remarquables vers le cœur de la forêt équatoriale des savanes du sud, des cas particuliers donc de cette large bande de savanes

Fig. 5. — Paysage des savanes pauvrement arbustives de la Nyanga. Au loin les contreforts boisés du Mayumbe.

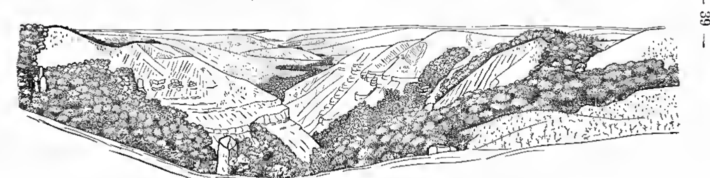


Fig. 6. — Paysage des plateaux batékés, vu de la falaise de Djambala avec taches de forêt dans les ravins.

qui borde la ceinture forestière équatoriale. Elles recouvrent dans le sud du bassin du Congo ces formations de grès continentaux jurassiques, crétacés et tertiaires qui entourent la dépression congolaise elle-même et constituent ainsi la plus grande partie de l'énorme bassin du grand fleuve centrafricain. Ces savanes qui succèdent brusquement à la forêt sont herbeuses ou arbustives, souvent même absolument dénudées de toute végétation ligneuse sur les grands plateaux de sable traversés par ce curieux réseau hydrographique des rivières affluents du cours inférieur du Kasai qui ont toutes une direction générale sud-nord, et dont les vallées sont au contraire garnies de forêts denses strictement vallicoles.

Si ces sols sableux ne sont généralement pas très propices à l'installation de la forêt dense humide — qui semble se réfugier dans les vallées et les thalwegs, de sorte que la forêt dense se dilue dans des panoramas caténiques de forêt digitée — le climat demeure forestier, et cela suffirait à étonner l'écologiste constatant cette « cassure » séparant deux formations opposées, forêt et savane herbeuse, cette absence de gradient végétal alors que les variations climatiques sont continues.

Mais le hiatus biologique apparaît plus profond encore et plus inexplicable si on observe qu'au sud de ces régions dénudées, en s'élevant sur le plateau austral, la végétation forestière reparaît non plus certes sous le type de la forêt dense humide, mais sous celui de belles forêts claires ou de savanes boisées, dans l'Angola, le Katanga et la Rhodésie du Nord, constituée d'une flore ligneuse individualisée et riche en espèces endémiques, nettement plus riche d'ailleurs que les formations homologues de l'hémisphlre boréal, flore typique de la vaste Région bi-tropicale soudano-zambézienne. J'ai indiqué plus haut les caractéristiques climatologiques principales de certaines de ces formations mixtes forestières et graminéennes qui parfois se muent en véritable forêt sèche dense. Ces caractéristiques sont biologiquement moins propices au développement de la végétation forestière que celles qui règnent dans les antichambres savanisées de la forêt équatoriale. Comment peut-on comprendre qu'entre deux régions différentes certes, mais toutes deux puissamment forestières, s'étende le hiatus d'une région de savanes quasi nues, en opposition avec toutes les raisons que nous avons exposées déjà d'un point de vue général.

Il y a de plus, tout de même encore des taches de forêt dans ces régions dépouillées d'arbres qui prouvent que la forêt peut y vivre. Aux approches de Léopoldville-Brazzaville notamment, de larges plaques de forêt subsistent sur les sables, dans les vallées, sur leurs versants et sur des crêtes. Des expériences faites par des forestiers aux environs de Brazzaville (34) sur des sables, montrent que la progression forestière est très nette lorsque les parcelles expérimentales sont protégées des feux de brousse. DUVIGNEAUD a signalé aussi que la progression vers le nord des espèces de la forêt claire australe était très marquée dans les savanes du Kouango.

La tendance évolutive est à la progression des forêts: celle de la forêt dense humide vers le sud, celle de la forêt claire australe vers le nord, tendance qui conduirait ces formations à se rejoindre au travers des actuelles savanes.

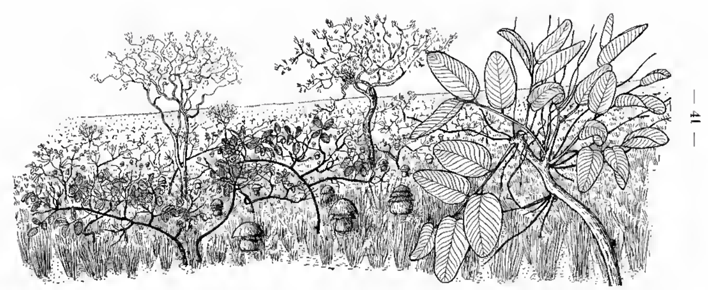


Fig. 7. — Paysage des savanes pauvrement arbustives du Niari. De gauche à droite : un *Ochna* sp., un *Hymenocardia acida*, et un *Annona arenaria*.

Tel est le problème qui se pose à l'écologiste dans cette région de l'Afrique èquatoriale.

Des observations analogues peuvent être faites au nord de la forêt équatoriale. Cette forêt n'y est pas toujours, il s'en faut parfois de beaucoup, au contact des aires où la flore forestière soudanienne est à son optimum. Entre elles s'étendent aussi des secteurs de savanes herbeuses ou de savanes médiocrement boisées, mais le hiatus n'est ni aussi large ni aussi accusé que dans l'hémisphère austral et au surplus les influences anthropiques y ont probablement pris une plus grande ampleur. Les défrichements, les feux de brousse, l'influence desséchante du vent saharien d'est, l'harmattan, en saison sèche, ont contribué dans une grande mesure à la dégradation et au recul des forêts denses humides semi-décidues qui constituent la marge de la forêt dense humide dans cet hémisphère. Là donc l'explication anthropique des savanes prend une valeur plus grande qu'au sud de l'équateur, d'autant plus vraisemblable que devant nos yeux le processus de la régression de la forêt dense humide se déroule et s'amplifie. Mais je pense que ce fait anthropique ne peut être seul mis en cause pour expliquer certaines larges discontinuités entre forêt dense humide actuelle et la zone optimum de savanes boisées et forêts claires soudaniennes dans des secteurs tels par exemple que le saillant du Baoulé décrit plus haut, les savanes du plateau camerounien jusqu'à l'Adamaoua, les savanes peu boisées des plateaux sableux de la haute Sanga, et la bande préforestière dans la région de l'Oubangui (Mboumou)-Ouellé.

Mais il m'est impossible d'examiner toutes ces régions où se présentent des problèmes écologiques relatifs à cette distribution forêt-savane. Je suis d'ailleurs très loin de les connaître toutes en Afrique et je me limite aux cas que je connais personnellement et qui me paraissent géographiquement les plus remarquables.

LES SAVANES-STEPPIQUES DU HAUT VELD EN AFRIQUE AUSTRALE

Nous sortons maintenant de la zone équatoriale humide pour entrer dans des régions de hauts plateaux arides au-delà du tropique du Capricorne qui s'étendent au sud du fleuve Limpopo sur l'est du Transvaal, l'est de l'Orange et le Basutoland, c'est-à-dire sur les secteurs orientaux des hauts plateaux de l'Afrique du Sud qui se terminent par les escarpements des Drakensbergen dominant les plaines du Natal. Ils sont le domaine du haut Veld, c'est-à-dire des savanes-steppiques herbeuses, sans arbres sauf quelques acacias au bord des cours d'eau. Ce sont des savanes de courts herbages (short grass) à *Themeda triandra* sur les parties les plus élevées du plateau. Elles sont entourées de secteurs qui ne sont pas exclusivement graminéens : savanes boisées du Bankenveld au nord du Transvaal; savanes à épineux à l'Ouest annonçant le Kalahari, savanes boisées à épineux des plaines du Limpopo, savanes de hauts herbages à l'est de l'escarpement du Drakenberg, coupées des « kloofs » à forêt dense humide sempervirente qui se rattachent physionomiquement et

floristiquement aux restes de forêt dense humide de la zone côtière du « palm belt » au Natal. On peut schématiser en écrivant que ces savanes du « high veld » à courts herbages forment une zone dénudée entre les rémanents des forêts denses humides planitiaires et montagnardes de l'Est et les steppes et savanes boisées kalahariennes de l'Ouest. C'est cette dénudation qui requiert une explication, car biologiquement elle se comprend mal entre une région orientale humide anciennement forestière mais aujourd'hui en grande partie déforestée et une région nord et ouest sèche mais couverte cependant de formations mixtes forestières et graminéennes. Un nouveau problème se présente qui n'est pas sans analogies avec le précédent.

Les phytogéographes de l'Afrique du Sud n'ont pas manqué de proposer des explications à ce cas écologique assez étrange.

Pour certains le tapis herbacé est un climax [Acocks 12, Bayer 13]. L'excès de sécheresse et l'intensité du gel s'opposeraient à la croissance des arbres. L'opinion contraire existe aussi [West 14, Staples 15] selon laquelle ces savanes du « high veld » seraient des formations substituées (fire subclimax) adaptées au climat des hauts plateaux mais résultant de la destruction ancienne de formations ligneuses par les feux. Sous le climat correspondant à ce « high veld », que j'ai nommé autrefois « du Transvaal oriental », (1), l'indice pluviométrique est de 730 à 1 500 mm (moyenne de 10 stations, 967 mm) avec une saison sèche d'une durée de quatre-cinq mois en général. Ce sont dans les régions subtropicales des conditions pluviométriques toujours favorables aux forêts sèches et au moins aux forêts claires et savanes boisées si communes en Afrique australe. Le déficit de saturation est faible et faiblement variable dans l'année, conditions favorables également à des formations forestières. La saison d'hiver comporte au-dessus de 1 000 m d'altitude, deux mois froids à température moyenne inférieure à 10°. Le minimum hivernal coïncide avec la saison sèche. Il semble donc que les gelées qui se produisent doivent avoir une influence atténuée sur la végétation ligneuse qui à cette époque est dormante ou arrêtée. Les sols sont réputés profonds.

Plus à l'Ouest, à moindre altitude, la sécheresse est plus grande, la pluviométrie varie de 450 à 620 mm avec cinq-six mois secs, le déficit de saturation est faible. la température moyenne du mois le plus froid est de 11-12°. Dans l'Est d'Orange les conditions sont encore moins bonnes avec 400-500 mm de pluies en général, un déficit de saturation moyen ou assez fort, et des températures moyennes du mois le plus froid de 4° à 7°5. Le minimum du déficit de saturation et la température la plus froide se manifestent toujours au plus fort de la saison sèche.

Ces conditions climatologiques excluent-elles la présence totale de formations forestières denses ou mixtes? Celà me paraît improbable. N'y a-t-il pas dans le « high veld » vers 1 200-1 500 m d'altitude des arbres le long des cours d'eau permanents, espèces banales telles que *Acacia karroo*, *Salix capensis*, *Combretum erythrophyllum*, c'est-à-dire dans les dépressions du relief les plus exposées au froid et aux gelées,

Si en pays subtropical, la végétation peut être très sensible aux gelées qui surviendraient exceptionnellement, il y a dans le monde des exemples de formations ligneuses tropicales montagnardes qui sont adaptées au froid et aux gelées. Il demeure donc pour moi étonnant qu'un climax forestier n'ait pas été primitivement celui du haut veld. Qu'il ait été très instable, et qu'il soit difficilement reconstituable spontanément après destruction, nous le croyons volontiers.

LES STEPPES DES HAUTS PLATEAUX DU CENTRE ET LES SAVANES HERBEUSES DE L'OUEST DE MADAGASCAR

Les conditions climatiques sont meilleures ici que dans le veld austral, cependant on peut observer des paysages graminéens sans arbres sur les hauts plateaux ainsi que des savanes herbeuses ou arbustives dans les pays de l'Ouest, et sur de grandes étendues. Les sols ne sont certainement pas en cause. Dans les hauts plateaux les « tampoketsa », sortes de plateaux couverts de cuirasses ferrugineuses plus ou moins désagrégées qui ne portent que des steppes graminéenes, ont des sols superficiels particulièrement impropres à la végétation ligneuse, mais il n'en a certainement pas toujours été ainsi à en juger d'après des forêts reliques. Les caractéristiques essentielles des écoclimats des hauts plateaux, et des régions basses de l'Ouest sont les suivantes :

	Hauts plateaux	Ouest
Indice pluviométrique	moyen ou élevé 1 300 à 1 850 mm	moyen ou élevé 1 350 à 1 800 mm
Durée de la saison écosèche	5 mois (4-6)	5 mois
Déficit de saturation moyen mensuel	faible et très faiblement variable dans l'année	fort, peu variable
Température moyenne du mois le plus froid	12° à 15°	24° à 25°5

Il est sur le cas écologique de Madagascar plus facile d'avoir une opinion ferme que sur celui du veld austral. En effet qu'il s'agisse des hauts plateaux ou des secteurs occidentaux, on peut y trouver, parfois difficilement, car ils se raréfient, des vestiges des formations forestières anciennes qui ont certainement occupé la totalité du pays.

En altitude il y avait des formations denses montagnardes ; dans l'Ouest, des forêts denses sèches semi-décidues. J'ai déjà eu l'occasion d'indiquer qu'elles étaient toutes très instables et qu'un seul défrichement pouvait suffire parfois à les faire disparaître définitivement. La cause de leur disparition constatée sur de grandes étendues, paraît

certaine : l'incendie, allumé par l'homme. Ces formations étaient très vulnérables (36). Le problème ici qui se pose est celui précisément de cette grande instabilité, proche du déséquilibre. On ne peut manquer de se demander si ces formations dont il subsiste aujourd'hui des vestiges, parfois encore importants, sont bien adaptées au milieu actuel, et si elles ne doivent pas être plutôt regardées comme des formations archaïques qui auraient pris naissance sous un paléoclimat différent du climat actuel. Il est également étonnant que lorsqu'elles sont attaquées par l'homme et par l'incendie elles disparaissent intégralement remplacées immédiatement par des steppes et des savanes herbeuses, contrairement aux forêts sèches soudano-zambéziennes par exemple de l'Afrique continentale qui s'adaptent plus ou moins au feu et se transforment en savanes boisées et forêts claires. Par comparaison avec Madagascar, et bien que les milieux soient différents, on peut penser que le « high veld » austral lui aussi fut occupé primitivement par des formations forestières montagnardes, et qu'il fut exposé à une destruction par l'incendie, encore plus brutalement que celles des hauts plateaux malgaches, puisqu'il ne reste, semble-t-il, plus trace de l'ancien revêtement forestier.

DES LLANOS DE L'ORÉNOQUE AUX CAMPOS DU HAUT RIO BRANCO

Nous retrouvons en Amérique du Sud des problèmes écologiques du genre de ceux que nous venons d'exposer pour l'Afrique. Les Llanos de l'Orénoque en posent un, discuté depuis longtemps. Les savanes herbeuses de l'Orénoque s'étendent dans les plaines du bassin de l'Orénoque sur environ 1 000 km de long et sur 300 km de large depuis le delta de l'Orénoque, dans une direction générale N-E, S-W jusqu'au 2° lat. N environ. Leur limite sud peut être approximativement marquée par la rivière Guaviare affluent de l'Orénoque. Elles recouvrent donc des superficies considérables dans les territoires vénézuélien et colombien. Ces grandes plaines dont l'altitude ne dépasse pas 200 m sont dominées au Nord-Ouest par la Cordillière orientale des Andes, au Nord par la Cordillière de Mérida et la Cordillière du Vénézuéla qui les isolent de la mer Caraïbe. Le soulèvement des Andes au dessus des Llanos est excessivement brutal. Le drainage de ces plaines est médiocre, surtout dans le secteur oriental où elles demeurent plus ou moins inondées en saison des pluies. Elles sont depuis longtemps le domaine de choix de l'élevage extensif.

Leur aspect est divers, tantôt celui de grandes plaines purement herbeuses, mais parfois aussi de savanes criblées de boqueteaux de toutes formes et grandeur. Des galeries forestières aux contours irréguliers les sillonnent. Une aussi grande tache de savanes sur les cartes ne pouvait manquer d'intriguer les géographes. Pourquoi ce hiatus entre la forêt guyanaise et l'Hylaea amazonienne d'une part et d'autre part les forêts qui descendent depuis le pied des Andes à leur rencontre sans pouvoir les joindre.

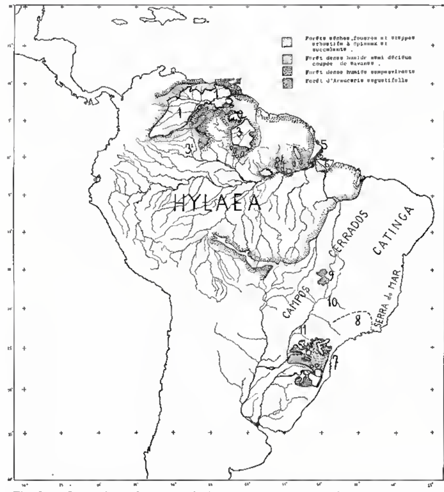


Fig. 8. — Les secteurs de savanes herbeuses aberrantes en Amérique du Sud tropicale : **1**, les llanos de l'Orénoque. — **2**, La Gran Sabana de la Guyane vénézuélienne. — **3**, Les campos du haut Rio Branco. — **3'** Fourrés sur sables blancs du haut Rio Negro. — **4**, Les campos et forêts denses sèches de la basse Amazonie. — **5**, Savanes d'Amapa. — **6**, Savanes inondables de Marajo. — **7**, La forêt d'Araucaria et ses campos. — **8**, Limite des vestiges de conifères (*Araucaria* et *Podocarpus*). — **9**, Forêt de Goias. — **10**, Forêts vallicoles et de plateaux du Paranaïba. — **11**, Forêt du Parana.

Le climat des Llanos apporte une réponse partielle. Il est évidemment impossible écologiquement qu'il permette l'établissement d'une forêt dense humide. La pluviométrie varie de 900 mm à l'Est à 1 300 mm à l'Ouest et probablement plus sur la périphérie; mais surtout la saison sèche est intense et très aride durant quatre mois où le déficit de saturation prend des valeurs fortes ou très fortes. La forêt dense du pied des Andes a d'ailleurs elle même un caractère nettement semi-caducifolié. Les sols, là où ils sont mal drainés, sont également défavorables à une couverture boisée. Cependant si ces conditions du milieu fournissent une explication des Llanos qui semblera satisfaisante au géographe climatologue, le phytogéographe écologiste et botaniste lui ne manquera pas d'être toujours surpris d'une part par le caractère de savane herbeuse ou de savane à boqueteaux des Llanos et également par l'extrême pauvreté de la flore arbustive là où elle se présente dans les savanes. Cette dernière flore constitue même parfois des bandes de savanes arbustives (« chaparrales ») alignées sur des collines de piedmont des Andes formées de bancs épais de sables grossiers ou de gros galets. Elle comprend ces espèces très rustiques qui colonisent toutes les savanes de l'Amérique du Sud, *Brysonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Bowdichia virgilioides*, etc... Cette flore arbustive banale et numériquement très pauvre est incontestablement pour nous l'indice d'une flore secondaire et d'une introduction récente. La savane herbeuse et les « chaparrales » des Llanos, nous les avons trouvés précédemment sous d'autres aspects et évidemment avec d'autres espèces en Afrique équatoriale. Ce ne sont pas des formations climaciques. Certes le climat est médiocre, mais il est au moins équivalent à celui des savanes boisées et forêts claires de la Région soudano-zambézienne de l'Afrique; il est même plus humide, moins aride. D'ailleurs au Vénézuela au climat très aride de la Côte caraïbe correspondent des steppes boisées et des fourrés épineux constitués par une flore originale relativement riche. Donc pour nous les Llanos sont récentes et leur équilibre écologique n'est pas atteint.

D'une façon plus générale nous pensons que les *paysages de savanes à boqueteaux*, qui sont fréquents, sont un autre signe d'une végétation forestière en progression, s'établissant par petites taches sur les terrains qu'elle peut atteindre et qui lui conviennent. Il y a une grande différence d'aspect et du point de vue de l'évolution entre une savane boisée africaine ou américaine (campos cerrados) et une savane à boqueteaux. Les premières sont des formations plus ou moins dégradées dérivées des forêts sèches denses, où colonisant d'anciennes terres forestières défrichées et incendiées, les secondes sont un stade progressif d'une flore de forêt dense humide envahissant une savane herbeuse.

L'impression que j'ai eu en survolant ces régions a confirmé celle que j'avais eu à terre. A partir des massifs de forêt dense probablement caducifoliée qui bordent les grandes savanes, des galeries forestières et des bandes de forêt s'échappent, s'élargissent, se soudent, compartimentent des savanes; la forêt « s'effiloche » sur ses bords et tisse une toile de végétation ligneuse dans la savane voisine.

Les feux de brousse allumés par les éleveurs, retardent évidemment l'installation d'un équilibre. Les défrichements dans certains massifs forestiers accroissent certainement localement l'aire de la savane; faits qui ne sont pas incompatibles avec notre appréciation de la tendance évolutive de la végétation lorsqu'elle est abandonnée à elle-même.

En pleine Guyane vénézuélienne, à l'Ouest des Monts Pakaraïma, et à proximité de la Guyane britannique, les cartes indiquent sous le nom de « La Gran Sabana » une autre tache importante de savanes herbeuses incluses dans la forêt dense guyanaise. Je n'ai aucune information sur ces curieuses savanes de pays montagneux, non plus que sur leur climat qui est vraisemblablement forestier.

Au sud de la « Gran Sabana », au delà de la Sierra Pacaraïma boisée qui fait frontière avec le Brésil, dans le haut bassin du Rio Branco affluent du Rio Negro, s'étend une grande région de plaines et de collines couvertes de campos entre les 5° et 2° Lat. N. Une telle dénudation des paysages est étrange entre la forêt dense humide guyanaise et la forêt amazonienne. J'ai eu l'occasion de visiter cette région et j'ai ailleurs déjà exposé le problème écologique qu'elle soulève (2). Le climat, que j'ai appelé haut-brancosien, est curieusement semi-aride entre les aires climatiques très humides qui l'entourent au nord et au sud. L'indice pluviométrique est cependant assez élevé avec environ 1 500 mm de pluies. La saison demi-sèche règne durant sept mois. Le déficit de saturation est fort pendant huit mois. Ces conditions éliminent sans aucun doute la forêt dense humide sempervirente, mais elles ne semblent pas incompatibles avec des types de forêts sèches denses. Beaucoup de pays tropicaux sont boisés qui connaissent des climats plus arides. Comment donc expliquer la présence de ces grandes savanes en zone équatoriale? Ce sont le plus souvent des savanes herbeuses, avec quelques savanes arbustives, la flore ligneuse étant alors constituée des mêmes espèces que les chaparrales vénézuéliens. Dans le cas du haut rio Branco il y existe un autre élément d'appréciation que nous n'avons pas aperçu dans les Llanos : l'existence de lambeaux de fourrés dans les collines et de petites taches de forêt sèche dense, qui semblent bien être des vestiges de la flore ancienne autochtone. La dénudation serait ici très récente, et les feux en auraient été l'agent de destruction. Les grands campos sont un pays d'élevage extensif, ce qui suggère la raison probable des incendies.

D'autres taches de grands campos sont portées sur les cartes, avec des limites indécises au sud des Guyanes anglaises et hollandaise en territoire brésilien. Je n'ai rien trouvé dans la bibliographie sur ces régions et leur climat.

Constatons donc en résumé l'existence d'une bande discontinue de vastes campos dans le nord de l'Amérique du Sud, depuis le bassin de l'Orénoque jusqu'à l'équateur au sud des Guyanes, et nous pourrions alors faire aussi un rapprochement entre cette présence et celle au nord du fleuve Amazone d'aires étendues de formations forestières sur sables(2): fourrés dits pseudo-catinga du haut rio Negro, du Rio Uaupés, forêts

sèches de Santarem, Monte Alegre, fourrés et forêts sèches du rioBranco, formations d'ailleurs très mal connues, écologiquement, territorialement et floristiquement.

Nous reconnaîtrons ainsi qu'*il y a au nord de l'équateur une sorte de zone d'instabilité biologique qui est pour le moins curieuse, comprise d'une façon schématique entre les Andes à l'ouest, la forêt dense du plateau des Guyanes au nord et l'Hylaea amazonienne au sud. Un équilibre a été rompu par places, faisant apparaître de grands campos aberrants écologiquement.*

LES CAMPOS DU BRÉSIL MÉRIDIONAL

C'est aussi une question qui a été souvent discutée (16, 19) de l'origine des campos des plateaux du Brésil méridional. Ces savanes herbeuses s'ouvrent sur des plateaux ondulés, de 500 m à 900 m d'altitude, dans les États du sud du Brésil, Parana, Santa Catarina et Rio Grande do sul, comme de vastes clairières à l'intérieur de la forêt de pin de Parana *(Araucaria angustifolia)*. En dessous de 500 m, la forêt d'*Araucaria* cède la place à la forêt dense subtropicale du bassin du Parana. La forêt d'*Araucaria* est dans l'État de Parana un curieux mélange de haute futaie d'*Araucaria* dominant des sous-étages de forêt feuillue tropicale. Le problème de son installation s'est posé car l'*Araucaria* espèce héliophile, à graines lourdes ne semble pas se régénérer spontanément dans les sous-bois trop épais de la forêt feuillue sous-jacente. Mais alors comment ces forêts se sont-elles constituées et peuvent-elles se survivre? Le climat est éminemment forestier. La pluviométrie est permanente; il n'y a aucune saison sèche écologique; l'indice pluviométrique varie de 1 300 à 1 900 mm. Le déficit de saturation est très faible. Ce climat subtropical est doux; les températures moyennes peu élevées; aucune moyenne mensuelle n'est au dessus de 23°. La saison automnale-hivernale est assez froide (10° à 15°). Il y a quelques jours de gelées par an; jusqu'à 30 jours dans le sud de Rio Grande do Sul. La forêt d'*Araucaria* se complait particulièrement sous ce climat pluvieux, humide, à été pluvieux tempéré chaud (mois le plus chaud, 20-21°), à saison hivernale assez froide et comportant quelques gelées.

On a pensé, comme toujours, à l'action anthropique pour expliquer la formation des campos. Si les feux de brousse parcourent ces régions d'élevage, pour assurer le renouvellement des pâturages, et si ainsi ils consolident d'année en année l'emprise des herbages en empêchant toute installation de végétaux ligneux, il est douteux qu'ils soient la cause générale de ces campos trop vastes. Les défrichements aussi, en vue précisément d'augmenter la superficie des pâturages, ont été l'origine de la destruction de surfaces considérables de forêt, cause d'autant plus évidente qu'elle est toujours actuelle. Mais les grands campos existaient déjà avant la colonisation européenne. Il faudrait alors mettre les destructions au passif des populations précolombiennes. Culpabilité douteuse, les indiens n'étaient pas de grands défricheurs comme le furent les conquérants blancs. Les mayas firent exception en Amérique centrale, mais en dépit

de leurs destructions de forêt, celle-ci d'un type secondaire revêt aujourd'hui leurs anciennes villes et leurs temples. Ils n'ont pas laissé de campos derrière eux.

Aucune explication écologique satisfaisante n'a été jusqu'à présent apportée aux campos du sud brésilien. On a indiqué que la nappe phréatique était plus profonde sous campos que sous forêt. Mais la pluviosité permanente, ordinairement de l'ordre de 1 700 mm, devrait permettre une humidification convenable du sol quelle que soit la structure de ce dernier. J'ai proposé une autre explication, que nous reprendrons plus loin, car elle rentre dans le cadre général de l'hypothèse que je développerai.

* * *

J'arrête ici mon exposé descriptif et critique sur de grandes régions savanisées de la zone tropicale et subtropicale. Il pourrait probablement s'étendre à d'autres savanes que je n'ai pas eu l'occasion de voir en Afrique et en Amérique, ces continents étant beaucoup trop vastes pour qu'un seul voyageur puisse en prendre toute la connaissance qu'il souhaiterait en acquérir. J'espère cependant avoir réuni un faisceau assez épais de faits semblables qui à mon avis par leur nombre et leurs homologies caractérisent un phénomène général de l'évolution de la végétation et doivent donc relever d'une explication d'ensemble cohérente. Il n'y a pas de doute — si du moins l'on admet le déterminisme écologique — et par comparaison avec d'autres régions actuellement recouvertes de formations stables forestières denses ou mixtes, qui jouissent de milieux analogues, qu'elles ont été antérieurement elles aussi couvertes de formations forestières qui ont disparu récemment, ou qu'elles pourraient l'être, toutes les conditions écologiques requises étant dès à présent satisfaites, et qu'en conséquence la présence de ces vastes savanes est aberrante.

L'état de déséquilibre actuel est rendu plus vraisemblable encore dans certains cas par ce que nous avons dit de la tendance évolutive actuelle de la végétation forestière en progression sur les savanes. Dans d'autres il semble que l'on n'en soit seulement qu'à la fin de la phase de rétrogradation des formations forestières autochtones (Madagascar, haut rio Branco).

Dans tous ces cas les formes actuelles de la végétation des savanes ici en cause sont de simples états de faux équilibre, après la rupture d'un équilibre réel, récente sans doute puisque la Nature n'a pas encore rétabli un ordre conforme aux lois de l'écologie.

Les explications mésologiques et anthropiques que nous avons examinées dans des cas d'espèces ne nous ont pas donné pleinement satisfaction. Nous allons maintenant proposer une explication applicable à tous les cas, découlant d'un phénomène général, que nous n'avons pu trouver ailleurs que dans les plus récentes oscillations paléoclimatiques.

SUR LES CAUSES GÉNÉRALES PALÉOCLIMATIQUES DES AIRES SAVANISÉES A CLIMAX FORESTIER

La savanisation écologiquement aberrante est l'effet direct et prolongé jusqu'aujourd'hui de péjorations paléoclimatiques. Les savanes ont succédé à des forêts denses humides ou sèches. *La substitution de végétation est récente et fut brutale.* On ne peut la concevoir autrement, car si elle était très ancienne et puisque le climat qui y régne aujourd'hui est forestier, compte tenu de la puissance d'invasion de la forêt tropicale quand les conditions du milieu lui sont propices, la « forêt » aurait eu le temps de réoccuper son domaine perdu, à partir des secteurs où elle s'est maintenue et on n'apercevrait plus de régions aberranment savanisées. D'autre part si la régression de la forêt avait été lente, une transformation ménagée d'un type forestier en un autre type forestier écologiquement adapté au nouveau milieu devenu plus aride se serait produite, mais non pas un passage brusque de la « forêt » à la savane herbeuse actuelle. *Il y eut donc à l'origine du changement du couvert végétal, c'est-à-dire du passage de la forêt à la savane, une cause climatique brutale.* Puisque dans la période historique rien ne décèle un tel bouleversement climatique, on ne peut manquer de faire un rapprochement de ces faits d'évolution biologique accélérée avec la dernière phase de la période glaciaire, où le dernier bouleversement climatique intervint il y a moins de vingt mille ans. *Les étonnantes régions absurdement herbeuses de la zone intertropicale seraient l'ultime trace visible aujourd'hui en pays tropical du cataclysme glaciaire.* Nous le pensons. Comme les innombrables lacs des pays nordiques barrés par d'anciennes moraines, les blocs erratiques, les rochers striés, sont la preuve de l'extension ancienne des glaciers dans des pays jouissant aujourd'hui de climats tempérés ou encore froids mais sans glaciers, *les grandes savanes herbeuses tropicales sont une manifestation réelle, bien que non évidente et moins apparente de la même période glaciaire.* Nous ajoutons cependant des précisions ou des conditions à l'évolution survenue à la fin de la période quaternaire; *elle fut récente et très rapide.* Autrement qu'une évolution que l'on conçoit généralement comme un phénomène se déroulant lentement dans le cours de ces temps où l'on ne compte que par millions d'années, imperceptible à l'homme quaternaire contemporain, il s'est agit de vrais cataclysmes, d'un typhon climatique, qui dans le cours de quelques milliers d'années seulement, mais avant l'aube historique, là où il s'est manifesté dans toute sa puissance a anéanti en certaines régions de moindre résistance biologique la végétation forestière à laquelle les formations herbeuses se substituèrent immédiatement. C'est ce que, croyons-nous, il y a de nouveau dans notre conception.

Puisque le climat de ces grandes aires accidentellement savanisées est aujourd'hui forestier, c'est que depuis le bouleversement il s'est adouci et qu'il est redevenu à peu près au moins ce qu'il était auparavant. Au dessèchement qui fit disparaître des forêts a succédé un climat plus humide qui ne put que favoriser la reprise forestière. Cette réinstallation,

nous avons dit que nous l'observions souvent, là du moins où l'homme ne l'empêche pas en défrichant et en brûlant. La végétation forestière progresse par les rives des cours d'eau, s'allonge en galeries forestières, de là s'installe sur les collines, sur les plateaux riverains où elle s'établit sur les sols les plus frais, ou encore dans des ravins d'érosion plus humides et protégés des feux de brousse. Les tentacules qu'elle lance dans le pays, se rejoignent ensuite isolant des savanes. Celles-ci désormais normalement préservées des feux de brousse, se garnissent petit à petit d'arbustes, de petits arbres, les lianes sortent des lisières intérieures des périmètres forestiers, les herbages se réduisent sous le couvert des cimes, et finalement la forêt recouvre la savane. A l'avant-garde arborescente se détachent autour d'un arbuste pionnier déjà fixé dans la savane, d'autres lianes et arbrisseaux qui forment un cercle compact au centre duquel émerge cet individu qui abrite les premiers semis. Lorsqu'on survole en avion ces zones inhabitées de savanes herbeuses, on aperçoit bien ce réseau de galeries forestières, d'avancées de forêt, de boqueteaux qui forme ses mailles au travers des savanes. J'ai eu nettement cette impression d'une réinstallation de la forêt par progression rampante en survolant les Llanos au pied des Andes ainsi qu'au nord et au sud de la forêt congolaise.

La transgression actuelle est vraisemblablement beaucoup plus lente que ne l'a été le recul; les reconstitutions sont toujours plus lentes que les destructions, c'est vrai des constructions de pierre comme des manifestations biologiques. Au surplus, même là où l'homme ne peut être mis en cause par des défrichements dans la forêt en voie de reconstitution, presque toujours le feu sauvage sévit cependant qui, parcourant annuellement la savane, entrave ou stoppe la poussée colonisatrice de la forêt. Le mouvement de balance me paraît cependant certain dans plusieurs cas et continuant dans un sens positif sous les conditions climatiques présentes. Toutes ces savanes herbeuses seraient appelées à être submergées par la forêt dans quelques dizaines de siècles et peut être moins, si l'homme n'y opposait le défrichement et le feu. Le climax est aujourd'hui forestier dans nombre de ces savanes aberrantes, et la nature y reprendra ses droits, autant qu'il lui sera possible de le faire. *Aujourd'hui le mouvement de progression est inachevé*, ce qui nous donne la possibilité d'observer encore ces étonnants paysages herbeux, restes du récent bouleversement glaciaire.

Pour éviter toute confusion qui pourrait naître, précisons tout de suite que dans ces considérations générales, lorsque nous écrivons, « forêt », « climax forestier », « végétation forestière », nous entendons « forêt » dans le sens très large qui l'oppose à la « savane herbeuse ». Forêt ici n'est pas pris au sens de forêt dense humide, mais englobe toutes les formations forestières, humides ou sèches et même celles qui ressembleraient, aux fourrés, forêts claires, savanes et steppes boisées, bref toutes les formations qui comportent une végétation ligneuse ayant une flore forestière bien caractérisée. A toutes ces formations, la savane exclusivement herbacée et graminéenne, ou presque, oppose son « vide » apparent.

L'impression d'être en présence de traces témoignant de péjorations climatiques récentes, traces visibles dans la répartition actuelle des flores et de la végétation a été partagée par d'autres observateurs en pays tropical. Là où le dessèchement climatique atteignit un paroxysme, le stade régressif de la savane herbeuse fut évidemment dépassé ; là où il y avait des forêts a succédé le désert. Aujourd'hui dans ces déserts récents, en quelques stations privilégiées on peut découvrir des vestiges de la végétation ancienne des périodes humides. C'est ainsi que Bruneau de Miré et Quézel (20) à propos de la flore résiduelle du Tibesti au cœur du Sahara, soulignent la désertification « très récente » des axes montagneux sahariens. Insistant sur la soudaineté et la brutalité de la glaciation quaternaire, Furon (17) parle de la « catastrophe » ou du « cataclysme » glaciaire. Le terme est repris par Vachon (18). Elle n'est pas à cet égard un phénomène cyclique qui apparaîtrait lentement et disparaîtrait de même. Elle surgit comme un accident.

L'abandon du Hodh par les populations sédentaires en pays sahélo-saharien (Mali) est daté de quatre mille ans A. C. Le Sahara est un désert très jeune, cela paraît admis aujourd'hui par tous ceux qui ont étudié les restes de son peuplement vivant. Cette désertification ne peut être un phénomène localisé au Sahara, elle n'est qu'un épisode — grandiose certes à l'échelle du territoire — mais tout de même manifestation saharienne d'un changement climatique qui a affecté le Monde entier, plus visiblement sans doute les régions tempérées qui furent couvertes par une calotte glaciaire mais aussi, bien que moins perceptiblement les régions tropicales humides.

Des précisions sont données aujourd'hui sur la date des dernières grandes manifestations de la période glaciaire. Les dates citées sont entre — 10 000 et — 20 000 A. C. A l'échelle des temps géologiques, cela s'est passé hier à l'aube. Très significatives nous paraissent les précisions recueillies dans des études faites par la « Humble Oil Company » (21) sur l'âge de coquillages trouvés dans divers étages alluvionnaires du Mississipi en Louisiane, parce que dans la mesure où elles sont exactes elles prouveraient le caractère brutal et récent de la dernière glaciation, ce qui est conforme à nos vues. Ces fossiles sont les traces nettes des anciens niveaux des eaux océaniques dans le delta du Mississipi. Leur âge a été évalué par la méthode du radio carbone, ou carbone 14, qui permet de mesurer l'ancienneté de toute substance organique fossile ayant moins de trente-cinq mille ans, avec un compteur de radiations atomiques.

On peut ainsi dater les variations du niveau des eaux océaniques depuis les 20 derniers millénaires. Les mers auraient été il y a dix-sept mille ans à 50 m en dessous du niveau actuel. Ce niveau ancien ensuite aurait encore baissé, pour brusquement descendre à la cote — 145 il y a douze mille ans. Le relèvement aurait été encore plus rapide. Il y a onze mille ans environ, le niveau serait revenu à la cote — 50, puis ensuite, plus lentement il se serait rapproché du niveau actuel qu'il aurait atteint il y a quatre mille ans environ. Cette baisse « subite » est évidemment corrélative de la dernière glaciation qui serait survenue brutalement vers

l'an — 13 000. Les glaciations accumulent en effet des quantités considérables de glace autour des pôles surtout lorsqu'il s'agit d'inlandsis coiffant des régions montagneuses, retirant autant d'eau aux océans et faisant ainsi baisser leur niveau.

Retenons ce caractère soudain de la glaciation et de la déglaciation, dans leur phase aiguë, et leur date récente puisqu'elle ne précède que de sept mille ans environ le début de la protohistoire de l'humanité, alors que la période quaternaire a duré selon les auteurs entre six cent mille et un million d'années.

Nous allons maintenant tenter de reconstituer l'histoire de la végétation tropicale en Afrique et en Amérique du Sud, durant cette période du cataclysme, ou du moins de sa phase terminale et brutale, si proche de nous. Nous serons alors amenés à proposer notre explication des savanes écologiquement anormales et d'autres étrangetés de la répartition actuelle des flores et de la végétation tropicales. Un certain nombre d'hypothèses doivent être choisies au préalable. Il importe par exemple d'avoir une idée sur le paléoclimat glaciaire. Les conceptions sont très diverses suivant les auteurs qui sont innombrables à avoir exprimé leurs opinions à ce sujet. Le plus souvent il est admis que la glaciation correspondait à une période de grande humidité. Est classique la succession de périodes pluviales glaciaires et de périodes interglaciaires plus chaudes, parfois même plus chaudes que le climat actuel. Certains ont même écrit que les glaciations ne correspondraient pas nécessairement à une période froide, ou contesté qu'un refroidissement ait été la cause essentielle de la glaciation. VACHON cite des chiffres(18) : la température ne s'est pas élevée de plus de 3° dans les périodes interglaciaires, ni ne s'est abaissée de plus de 5-6° au maximum des glaciations. SIMPSON (1934) a même soutenu que la glaciation était due à un léger réchauffement de la température du globe entraînant l'augmentation de l'évaporation sur les océans, donc un accroissement corrélatif de la pluviosité et une crue des glaciers. Cependant au Quaternaire supérieur on constate d'une façon certaine la présence de nombreux troupeaux de rennes dans le sud-ouest de la France, du bœuf musqué et du mammouth, ce qui témoigne tout de même d'un refroidissement certain. Voilà quelques opinions parmi de nombreuses autres.

Plus rarement on a soutenu que le climat glaciaire était sec et très froid (STEHLIN 1933, BOULE, 1888). C'est encore cette opinion que nous soutiendrons. Pour que l'épaisseur d'une calotte glaciaire s'accroisse il n'est pas indispensable que les précipitations neigeuses soient très abondantes, il suffit que la neige tombant même en quantité relativement faible s'accumule et ne fonde pas en été. Ainsi s'est sans doute constitué l'inlandsis du Groënland où il neige encore peu mais où la neige tient (P.-E. VICTOR).

En se plaçant au point de vue du climat général de la Terre, il n'est pas concevable que le climat glaciaire puisse être à la fois très humide (très pluvieux) et très froid. En effet s'il est froid, l'évaporation et donc les précipitations diminuent. S'il est chaud, l'évaporation et la pluviosité

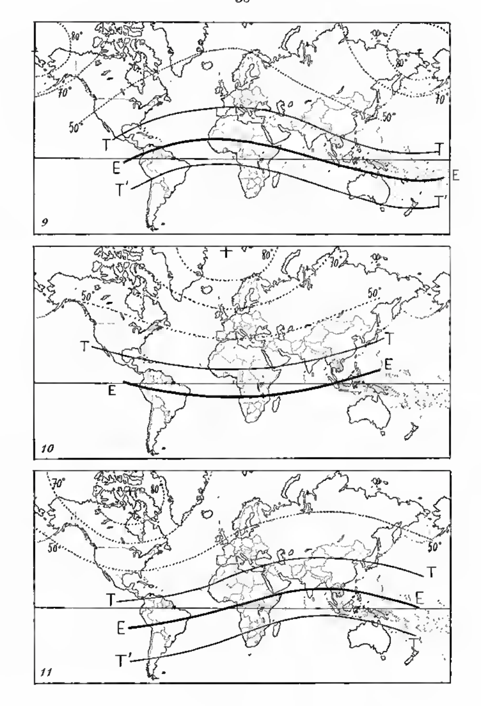
sont grandes, mais il est difficile de croire que ce climat doux sinon chaud soit propice à la génèse d'inlandsis. *Nous croyons que la période de glaciation fut une période froide, aux pluies moins abondantes liées à une évaporation réduite par rapport à des périodes non glaciaires.* A ce climat général plus froid et surtout moins humide, correspondait dans les régions toujours chaudes intertropicales un climat sec, c'est-à-dire, dans ces régions, générateur de sécheresse, d'aridité. *A la période de glaciation correspondait : dans les régions tropicales des climats plus secs, entraînant dans les régions semi-arides une plus grande aridité et même la désertification ; dans les régions tropicales humides, une diminution des pluies et une régression des formations végétales humides.*

Cette régression sera accusée plus encore par la diminution de l'effet des moussons. On se souvient du mécanisme de la mousson du Golfe de Guinée en Afrique. Ce grand courant aérien déplace les masses d'air chaud et très humide de la zone équatoriale de l'Océan atlantique dans une direction S-W-N-E vers le centre de l'Afrique où règne une dépression atmosphérique d'origine thermique. Ce courant est permanent, mais il est plus puissant en été où le continent est surchauffé par rapport à l'océan. Il pénètre alors profondément, déversant des pluies dans les régions soudaniennes, et même sahéliennes et sud-sahariennes où l'humidité de la courte saison des pluies que l'on y observe ne peut évidemment provenir de l'évaporation terrestre (1). En hiver (astronomique) au contraire, le centre de l'Afrique est moins chaud, aussi la mousson, si elle souffle encore faiblement sur la Côte de Guinée, ne pénètre plus profondément à l'intérieur, refoulée par ailleurs par le courant contraire desséchant d'Est, Nord-Est, venant des régions sahariennes. Si le climat général de la Terre se refroidit, il est donc vraisemblable que la mousson verra son influence diminuer, et qu'en conséquence plus restreintes seront en superficie les régions qu'elle arrose. Par ce double effet de la perte de puissance des moussons et de la diminution générale d'humidité, les régions tropicales seront donc exposées à une offensive de l'aridité ou de la désertification, selon leur position géographique.

En période de déglaciation ce sont évidemment des effets contraires qui se manifesteront. Pour nous résumer nous admettrons donc qu'en zone intertropicale, la phase de glaciation correspond à un climat plus sec, donc à des périodes de moindre pluviosité ou d'aridité, et qu'à la phase suivante de déglaciation est liée un climat plus humide et pluvieux. C'est aussi l'opinion de Tricart (22).

Nous avons souligné que cet exposé liminaire était relatif au climat général de la Terre. Des augmentations de pluviosité ne sont pas exclues en période de glaciation et d'aridité générale, mais elles sont locales, du fait par exemple de la présence d'inlandsis entraînant des changements dans le régime des vents. Nous admettrons que des vents plus froids issus des inlandsis polaires pourront amener des fortes chutes de pluie dans certaines régions adjacentes, dans le bassin méditerranéen spécialement et pensons-nous aussi dans le Sahara méditerranéen.

Nous sommes maintenant conduits à admettre une autre hypothèse



Source : MNHN, Paris

fondamentale très vraisemblable et fort importante pour la zone intertropicale : *qu'il y ait refroidissement ou réchauffement général de la Terre, les règles de la circulation générale de l'atmosphère ne seront pas sensiblement modifiées.* Le régime des alizés persistera en particulier, l'aire d'influence de ces vents permanents pouvant seulement être modifiée. Nous avons dit plus haut comment l'action des moussons pouvait également être réduite en période de glaciation.

Ces hypothèses étant admises nous pouvons maintenant tenter une esquisse vraisemblable de la paléoclimatologie de la période glaciaire en zone intertropicale et des conséquences qui en découleront logiquemenr pour la répartition des types de végétation tropicale dont nous connaissons les exigences écologiques. Nous nous placerons dans deux cas hypothétiques.

CAS DE L'HYPOTHÈSE DU DÉPLACEMENT RÉEL OU RELATIF DES PÔLES AU QUATERNAIRE

Sur les causes de la ou des périodes glaciaires toutes les théories possibles ont été exprimées, toutes controversables, controversées et finalement non unanimement retenues. Parmi elles un mécanisme mettant en jeu un déplacement du pôle Nord en direction de l'Europe et de l'Amérique du Nord, plaçant sous la calotte glaciaire le nord du Canada, les pays scandinaves et le nord de l'Angleterre expliquerait très bien la formation d'un inlandsis sur le nord de l'Europe et le nord de l'Amérique. Dans le cas d'une position du pôle à 77°5 lat. et 0° long., le parallèle de 70° entourerait le Groënland, toute la Scandinavie, le nord de l'Angleterre et

Fig. 9. — Position hypothétique du pôle Nord tertiaire à 70° lat., 180° lat. E., des parallèles de 80°, 70°, 50°, des tropiques et de l'équateur.
L'Europe occidentale, l'est et le sud des Etats Unis ont un climat subtropical ou tempéré chaud. La forêt équatoriale occupe le sud du Sahara et le Sahel actuels. Dans l'est du Brésil la forêt à conifères s'étend beaucoup plus au nord qu'aujourd'hui.

Fig. 10. — Glaciation européenne. Position hypothétique du pôle Nord à 77°5 lat., 0° long. E., des parallèles de 80°, 70°, 50°, du tropique du Cancer et de l'équateur.
La forêt équatoriale africaine s'est déplacée vers l'Afrique australe, et ne se maintient plus qu'en bastions isolés en Afrique occidentale et centrale : Côte d'Ivoire, Ghana, Cameroun, Gabon. La savanisation et la désertification s'étendent dans toute l'Afrique occidentale et centrale. Humidification au contraire du Sahara septentrional et central. Les hautes montagnes sahariennes sont colonisées par la flore sylvestre méditerranéenne.

Fig. 11. — Glaciation nord américaine. Position hypothétique du pôle Nord à 72° lat., 90° long. E., des parallèles de 80°, 70°, 50°, des tropiques et de l'équateur.
L'Europe occidentale a un climat plus chaud que l'actuel. Désertification du Sahara central et septentrional. En Amérique du Sud migration de la flore équatoriale vers le sud. Destruction partielle des forêts d'Araucaria au Brésil remplacées par des savanes (campos). Formation d'une zone intérieure aride dans le nord de l'Amérique du sud couvrant le Vénézuela et une grande partie du bassin de l'Amazone.

du Danemark (fig. 10). Dans ces conditions, l'inlandsis qui se formerait correspondrait probablement avec celui qui s'est effectivement établi au cours d'une des plus fortes périodes glaciaires. En effet sous le climat polaire actuel les glaciers se forment sur les continents à cette latitude et même, au pôle Sud à une latitude parfois moindre, jusqu'au cercle polaire antarctique (66°5). La pointe sud du Groënland dépasse même le 60° lat. N.

Les hypothèses sur le déplacement des pôles et la dérive des continents qui ont rendu célèbre le nom de Wegener ont été vivement critiquées. Cependant elles ont conservé leur crédit auprès de certains biologistes et aujourd'hui elles retrouvent la faveur de certains physiciens et géographes à la suite des études sur le paléomagnétisme et les directions des vents aux époques anciennes (23, 24). L'aimantation de certaines roches n'ayant pas changé depuis l'époque de leur formation, l'examen de la direction de leur magnétisation a montré que les distances des continents et leur orientation par rapport au pôle magnétique ont changé. Des cartes ont été publiées qui d'après les observations paléomagnétiques effectuées en différentes stations de l'Angleterre, des États-Unis et de l'Australie, figurent la position des pôles magnétiques aux différentes époques géologiques entre le précambien et le miocène. Le pôle nord aurait subi une lente migration — un degré par million d'années — à travers l'Océan Pacifique atteignant au permocarbonifère l'emplacement des côtes actuelles de la Chine du Nord et du Japon. Au Crétacé et à l'Éocène il aurait cheminé sur les côtes nord de la Sibérie orientale, s'approchant au Miocène très près de sa position actuelle.

Wegener avait déjà placé le pôle nord de l'époque tertiaire vers le détroit de Behring. Cette position rend parfaitement compte du paléoclimat subtropical qui régnait alors sur la plus grande partie de l'Europe. J'ai indiqué sur la figure 9 pour fixer les idées, une position possible du pôle Nord à l'époque tertiaire (70° lat., 180° long. E.) vers la pointe extrême Est de la Sibérie. Le tropique du Cancer aurait alors traversé le Mexique, la Floride, le sud de la France et le nord de l'Italie. L'équateur aurait coupé le nord de l'Amérique du Sud et le centre du Sahara. C'est dans cette hypothèse que je me suis placé dans une étude antérieure (25) pour expliquer certains faits de distribution des flores tropicales africaines.

Quoiqu'il en soit ces hypothèses sur la migration des pôles depuis le précambrien, remises à jour par l'étude du paléomagnétisme rémanent, sont distinctes de celles qui seraient nécessaires d'admettre si les périodes glaciaires du quaternaire étaient dues à des déplacements réels ou relatifs du pôle, car si dans le premier cas la migration est excessivement lente et semble se faire (24) sur une courbe allant du Pacifique Sud à la Sibérie au travers de la Chine du Nord, dans le second cas il s'agirait de mouvements beaucoup plus rapides, car pour que le parallèle de 70° coupe le nord du Canada et le nord de l'Europe il est nécessaire que le pôle soit déplacé depuis sa position actuelle de 15° de latitude, c'est-à-dire qu'il soit placé vers le 75° de latitude, et ceci dans la durée d'une période glaciaire du quaternaire. Au surplus pour expliquer par la même hypo-

thèse la formation de l'inlandsis de l'Amérique du Nord, qui s'est étendu au-delà des grands lacs, nettement au sud du 50e parallèle actuel, il faudrait que le pôle se soit décalé par rapport à la première position de 40° environ de longitude. Si ces hypothèses étaient fondées il s'ensuivrait par ailleurs que le summum de la glaciation ayant affecté l'Amérique du Nord ne se serait pas manifesté à la même période que celui de l'Europe, il l'aurait précédé. Les glaciations n'auraient pas été simultanées. Le professeur américain Charles Hapgood (26) a soutenu récemment que le climat durant la dernière partie de la période glaciaire (— 10.000 ans) avait changé rapidement et non dans une longue période de temps, et il a expliqué le mécanisme de ce changement brusque par un glissement de la croûte terrestre sur la croûte sous-jacente du globe, plastique et visqueuse, causé par la poussée exercée par la force centrifuge née de l'accumulation considérable excentrée des glaces de la calotte glaciaire antarctique.

Nous examinerons ce qui se serait passé si l'hypothèse de la glaciation effet d'une migration du pôle vers le sud était vraie, d'abord à l'apogée de la glaciation européenne (fig. 10), puis à l'apogée de la glaciation canadienne (fig. 11). Cette hypothèse de travail a l'avantage de permettre de fixer avec précision pour l'esprit les positions correspondantes de l'équateur et des tropiques, facilitant la compréhension des explications qui suivent.

PHASE DE GLACIATION

CONSÉQUENCES EN AFRIQUE D'UN DÉCALAGE DES ZONES CLIMATIQUES VERS LE SUD

Plaçons-nous donc d'abord dans le cas de la figure 10. Le nord de l'Europe est surchargé d'un inlandsis. La position du pôle Nord est supposée être à 77°5 lat. Nord et 0° long. Le tropique du Cancer traverse le nord du Mexique, Cuba et coupe l'Afrique occidentale à peu près à la hauteur du lac Tchad. L'équateur, notablement au sud de la ligne actuelle passe dans le nord du Brésil, son point le plus bas a pour coordonnées : longitude O., latitude 12°5 S. En Afrique australe il joint Benguela en Angola au nord de l'archipel des Comores, passant donc à la limite du Katanga et de la Rhodésie du nord, traversant ensuite le lac Nyasa puis le nord du Mozambique. Il recoupe l'équateur actuel dans l'île de Sumatra.

Migration vers le sud de la forêt équatoriale

Cette migration de 12°5 de latitude au maximum a pour la végétation de l'Afrique une importance considérable. La bande équatoriale de forêt dense humide n'a pu que suivre l'équateur dans sa « descente » vers le sud. Si, comme c'est admissible, elle a la même largeur qu'actuellement, c'est-à-dire si elle s'étend comme aujourd'hui de 4° de latitude au plus de part et d'autre de l'équateur dans le centre de l'Afrique, elle couvre une

grande partie de l'Angola, du haut Katanga et de la Rhodésie du Nord, territoires occupés aujourd'hui par des forêts claires à *Brachystegia*, des savanes boisées, et des steppes boisées dans le sud de l'Angola. Le littoral angolais demeure cependant couvert de savanes et de steppes bien que compris dans la bande équatoriale, en raison de l'influence désertifiante du courant de Benguella qui s'il n'y a plus la force qu'il a actuellement où il se fait sentir climatiquement jusqu'au cap Lopez au Gabon, doit encore faire sentir son action sur la côte dans le sud de l'Angola. Mossamédès demeure un désert maritime avec ses étranges *Welwitschia.*

Il y a dans cette zone qui marquerait l'avance extrême de la forêt équatoriale vers le Sud des vestiges évidents de cette forêt : la forêt de la province de Luanda, les forêts d'Amboine dans l'Angola à flore guinéo-congolaise qui se sont maintenues en montagne, en dépit de précipitations peu importantes mais grâce à une atmosphère humide de brouillards dus aux condensations de l'air humide et frais du courant de Benguela sur le rebord angolais du haut plateau austral. Reliques également les « muulus » des confins katangiens-rhodésiens. Ce sont des petits bois, de quelques hectares au plus chacun, de forêt dense humide ou semi-décidue, constitués d'une flore guinéo-congolaise comprenant de grands arbres au port d'arbres de forêt équatoriale *(Entandrophragma, Chlorophora, Erythrophleum)*, en contraste absolu avec la forêt claire à *Brachystegia* qui est la formation commune du pays. Ces petits bois sont établis sur les sols les plus frais, parfois groupés en archipels d'îlots forestiers. Rongés sur leurs lisières par les feux, quelques-uns dévastés et en voie de destruction, ils apparaissent bien comme des reliques de massifs autrefois beaucoup plus étendus.

La forêt équatoriale de l'époque glaciaire était probablement soudée aux forêts de montagne qui marquent aujourd'hui encore le rebord oriental du plateau austral. Les témoins de son ancienne extension dans la flore et la végétation ne manquent donc pas dans ces pays compris aujourd'hui dans la Région soudano-zambézienne.

L'équateur passant non loin de la pointe nord de Madagascar, la grande île dans son domaine occidental était probablement soumise à des précipitations plus abondantes déterminant un type sempervirent de végétation dans le nord-ouest à la place des formations décidues et des savanes actuelles.

Découpage de la forêt guinéo-congolaise en bastions refuges littoraux et orographiques

La grande forêt accompagnant l'équateur dans sa migration australe a nécessairement laissé derrière elle des savanes et des steppes dans des pays en voie de dessication. *Il est vraisemblable cependant que des massifs sont demeurés à l'intérieur de la bande tropicale sur les montagnes, ainsi qu'à proximité de la mer.*

Comme nous l'avons admis, dans cette période de glaciation maximum l'Afrique occidentale et centrale est entrée dans une période de

dessèchement. La mousson fait sentir une action amoindrie sur les côtes du golfe de Guinée, mais sans doute suffisante pour permettre à la forêt de subsister dans des bastions encore assez arrosés par les pluies. Le grand massif guinéo-congolais qui aujourd'hui s'étend du Libéria au Congo et à l'Ouganda, avec une coupure nette entre le Ghana et la Nigeria (Togo-Dahomey), séparant un massif libéro-ivoréen d'un massif camerouno-gabonais, et de grands golfes de savane pénétrant la forêt, en moyenne Côte-d'Ivoire, sur les plateaux batékés dans l'ex Moyen-Congo français, dans la vallée de la Ngounié au Gabon, dans celle du Niari, ce massif s'est fragmenté en plusieurs morceaux, qui constitueront durant cette période sèche les bastions reliques de la forêt dense humide. Il est facile en accentuant les avancées présentes des savanes vers le cœur de la forêt guinéo-congolaise, en en exagérant la largeur, de comprendre comment s'est fragmentée l'ancienne forêt équatoriale de la fin du quaternaire. Cette idée est logique, puisque ces avancées de savanes correspondent aujourd'hui encore à des lignes de moindre résistance écologique de la forêt, le long desquelles la pluviosité est moindre, la saison sèche plus longue qu'à latitude égale de part et d'autre. Si la sécheresse s'accentue, si les vents desséchants du désert en saison sèche qui sont les agents d'accentuation de la dessication, soufflent plus fort et plus longtemps par ces couloirs de sécheresse, la forêt disparaîtra d'abord le long de ces couloirs et ainsi seront isolés des massifs mieux placés écologiquement pour subsister. Nous pouvons donc les situer approximativement connaissant leur climat actuel.

Il est ainsi vraisemblable que résistèrent à la période de régression des forêts vers le sud, le bastion libéro-ivoréen correspondant à la pointe du cap des Palmes traversée par le fleuve Cavally, et un bastion ivoréen-ghanéen aux confins de la Côte-d'Ivoire et du Ghana dont la pointe extrême-Sud est marquée par le cap des trois Pointes. La Côte-d'Ivoire centrale est alors largement ouverte aux savanes, les masses d'air desséchant de l'harmattan s'y engouffrent en saison sèche. Subsistent peut-être encore sur le littoral des lambeaux de forêt dense dans les creux de vallées. Peut-être aussi sur les montagnes de Man et du Nimba, à l'intérieur, se maintiendront quelques massifs.

Ces bastions sont des refuges pour la flore de forêt dense humide. Sur la côte, ils chevauchent ce qui est alors le 17e parallèle. La présence de forêt tropicale à ces latitudes est normale au bord de la mer. On peut aussi admettre qu'il y a des restes de flore guinéo-congolaise, en basse Casamance vers le 12°5 latitude actuel et même à la presqu'île du Cap Vert, vers le 14° dont quelques traces subsistent jusqu'à nous. En effet, par exemple en Amérique du Sud, au Brésil, la forêt littorale tropicale descend vers le Sud presque jusqu'au 30°. La forêt de la Serra do Mar près de Sao Paulo est sous le tropique du Capricorne. Rien d'étonnant donc qu'en dépit du dessèchement général, des bastions de forêt dense humide sempervirente ou semi-décidue persistent au Libéria, en Côte-d'Ivoire, au Ghana, et plus au Nord encore sur la côte. *C'est de ces bastions que sortiront les éléments de reconstitution de la forêt à la reconquête de son ancienne emprise lorsque surviendra la réhumidification.*

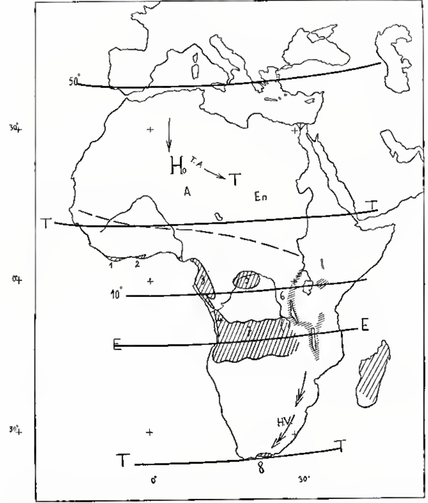


Fig. 12. — Migration de la zone équatoriale dans l'hypothèse de la fig. 10 : **1**, Bastion forestier libéro-ivoréen. — **2**, Bastion forestier ivoréo-ghanéen. — **3**, Bastion forestier camerounogabonais. — **4**, Forêt dense angolane. — **5**, Bastion congolais de forêt marécageuse. — **6**, Forêts montagnardes de l'Afrique orientale. — **7**, Bande forestière équatoriale. — **8**, Forêt tropicale de Knysna. — **Ho**, Hoggar; **T. A.** Tassili des Adjers; **T**; Tibesti; **En**, Ennedi; **A.** Aïr; **H. V.** High Veld; — — — limite extrême Sud du Sahara au summum glaciaire; ↘ migration de la flore sylvestre méditerranéenne vers les montagnes du Sahara central; ↘ migration de la flore afromontagnarde.

A partir du Cap des trois Pointes au Ghana jusqu'au sud de la Nigeria, les savanes se sont ouvertes une large voie. La côte depuis Accra jusqu'à Lomé aujourd'hui encore est remarquablement peu pluvieuse, à tel point que la forêt y cède encore la place à des fourrés, des forêts basses et des savanes herbeuses. Pour les mêmes raisons développées ci-dessus, la forêt s'est maintenue dans le bas Cameroun et en Nigéria autour des hautes montagnes qui jalonnent l'actuelle frontière, mais elle a vraisemblablement été chassée des plateaux du moyen Cameroun où la pluviosité n'est aujourd'hui que d'environ 1 500 mm.

C'est au Gabon qu'il nous semble que la forêt a conservé un domaine assez grand, *non pas dans la région littorale sablonneuse où elle a dû disparaître rapidement* mais sur les massifs montagneux intérieurs, Monts de Cristal au nord de l'Ogooué, Monts de Chaillu au sud de l'Ogooué. Aujourd'hui *c'est dans ces régions que la flore est la plus riche en genres et espèces de tout le massif forestier guinéo-congolais*, parce qu'elle a résisté sur place à la période de dessèchement. Cependant elle a été séparée des forêts marécageuses de la cuvette congolaise. Le golfe aujourd'hui encore savanisé des plateaux batékés qui atteint l'équateur au sud de Ouesso s'est creusé et approfondi, et une profonde coupure savanisée marque alors le bassin de la Sangha.

Dans la cuvette congolaise que n'arrosent plus que difficilement les pluies de mousson, puisqu'elle est maintenant très au nord de la bande équatoriale, c'est la dessication intense. Je pense que la forêt ne s'est maintenue que dans la partie occidentale marécageuse de la cuvette, et à l'Est sur les montagnes qui bordent le fossé tectonique des grands Lacs. De même dans l'Ouganda, au Kenya et au Tanganika la forêt, comme aujourd'hui d'ailleurs, n'existe plus qu'à l'état d'oasis sur les hautes montagnes.

Répercussions de la migration équatorienne en Afrique australe

Dans notre hypothèse l'Afrique du Sud est maintenant entièrement dans la zone intertropicale. Le réchauffement du climat par rapport au climat actuel a vraisemblablement pour effet d'augmenter les précipitations dans les chaînes de montagnes qui marquent la limite orientale du grand plateau austral, Monts Ingangani, Drakenbergen, et donc de *favoriser l'extension des formations forestières afromontagnardes sur ces montagnes et sur les hauts plateaux. Il est ainsi vraisemblable que cette flore montagnarde s'est étalée sur ces hauts plateaux aujourd'hui couverts d'une steppe herbeuse que l'on appelle le haut Veld au Transvaal.* Les conditions climatiques plus chaudes et humides ont de même déterminé une *poussée vers le Sud de la flore afromontagnarde et lui ont permis d'atteindre l'extrémité de l'Afrique.* Ainsi s'expliquerait la présence étonnante de très nombreux éléments afromontagnards tropicaux dans la région de Knysna en Afrique du Sud qui constituent aujourd'hui un îlot subtropical avancé de flore tropicale à l'intérieur de la Région chorologique capienne où la flore est très différente.

La région côtière du S-W africain toujours sous l'influence du couvert froid du Benguela est demeuré désertique, de même le Karroo. Cette permanence de l'état désertique ou subdésertique dans ces régions australes occidentales est une des raisons qui expliquent comment le *spectre biologique de leur végétation soit aussi différent de celui du Sahara qui est un désert jeune soumis en outre depuis le tertiaire à d'incessants bouleversements de climats et de flores.* Nulle part autour du Sahara actuel on ne trouve par exemple des steppes à succulents ou à sous-arbrisseaux nains à port de bruyère du genre de celles du Karroo, ni une végétation semblable à celle des déserts du Namib et du Namaqualand.

Le domaine méridional de la sous-région occidentale de Madagascar toujours abrité de l'alizé de l'Océan indien est également demeuré très aride durant cette période et donc couvert de la même végétation qu'aujourd'hui avec ses fourrés et forêts sèches étranges de plantes épineuses et succulentes.

Conséquences pour les régions sahariennes

Ce décalage général des zones climatiques vers le sud apporte l'explication de la présence de ces curieux témoins d'une flore méditerranéenne ayant pénétré dans une période récente jusqu'au cœur du Sahara, au Hoggar et au Tibesti. Les recherches récentes de palynologie au Hoggar (Quézel 28) ont permis de découvrir des pollens d'espèces arborescentes appartenant toutes à des lignées méditerranéennes de l'Algérie tellienne : pin d'Alep, cèdre de l'Atlas, Thuya de Berbérie, Cyprès de Duprez, Genévriers, Chênes, en particulier Chêne vert, aulne, micocoulier, divers érables, lentisque, bruyère arborescente, frêne dimorphe, olivier et jujubier. Dans des paléosols du Hoggar on a même reconnu des pollens de Tilleul et de Noyer. La présence ancienne du Tilleul aujourd'hui disparu de l'Afrique avait par ailleurs été reconnue en 1892 par Loret en étudiant la flore pharaonique à travers les inscriptions hiéroglyphiques (Boureau). Cette existence du Tilleul au Sahara quaternaire est donc confirmée. Dans des sédiments datés du Moustéro-atérien saharien par les industries préhistoriques en place, vers dix mille ans A. C., on a trouvé une flore riche en éléments caducifoliés, chênes, érables, tilleuls, aulnes (28).

Des études palynologiques de diatomites du Borkou, dans l'horizon le plus superficiel de sédiments de l'ancienne zone lacustre quaternaire de la dépression du Borkou, à plus de 300 km au sud du Tibesti, à basse altitude ici (180-350 m) ont révélé (Quézel et Martinez, 27) l'existence étonnante à cette basse latitude de *Juniperus, Callitris, Cupressus, Cedrus, Pinus, halepensis, Quercus* cf. *ilex* ou *coccifera, Olea europea*, mélangés à des espèces sabéliennes tropicales, telles que des *Acacia Seyal* et *Raddiana* A ces basses latitudes et altitudes les flores méditerranéenne et tropicale se trouvaient alors en contact.

D'autres analyses palynologiques au nord du Tibesti (Mossei) par Bouvet vers 800 m d'altitude dans des débris de remplissage d'un abri sous roche, très riches en débris charbonneux provenant surtout de bois

de pins et de genevriers, avec des restes d'industries néolithiques, indiquent une prépondérance de graminées (60 %) et d'*Acacia flava* (35°) sans aucun élément méditerranéen. La flore saharo-sahélienne dominait donc à cette époque; la steppe à épineux *(Acacia)* remplaçait la flore méditerranéenne, mais les habitants devaient encore trouver des bois morts pour faire leur feu, ou quelques arbres vestiges des anciennes forêts de conifères. Quézel et Martinez (27) interprètent ce remplacement brutal au Tibesti de la flore méditerranéenne par la flore sahélienne au néolithique comme la conséquence « d'une variation importante *et soudaine* des conditions climatiques ». *Nous retrouvons ici notre impression du changement climatique brutal qui s'est produit au quaternaire récent, ayant causé des destructions et des migrations de flores.* Quézel estime qu'en quatre mille ans, la région chorologique méditerranéenne a reculé de plus de 1 500 km dans les zones montagneuses du Sahara. Pour lui l'invasion du Sahara septentrional par la flore forestière méditerranéenne de conifères et d'éléments caducifoliés se serait produite entre dix mille et six mille années A. C.

Il y a aujourd'hui encore de nombreuses reliques de la flore méditerranéenne qui ont trouvé refuge sur les hautes montagnes du Sahara central. Des espèces de souche méditerranéenne, olivier, myrte, pistachier de l'Atlas, Cyprès, Armoises, au dessus de 2 000 m au Hoggar dominent encore dans le paysage végétal.

La proximité de l'inlandsis européen ou le décalage climatique consécutif au déplacement du pôle N., ou les deux, expliquent très bien cette humidification du nord du Sahara.

La pluviosité a donc augmenté dans le Sahara septentrional et central et surtout sur les hautes montagnes du Sahara central. Cette période fut ainsi favorable à des contacts entre les avancées sahariennes de la flore méditerranéenne et la flore tropicale afromontagnarde de l'Afrique orientale par l'Ethiopie, le Darfour (Mts Marra 3 000 m), l'Ennedi (1 430 m) et le Tibesti. Peut être peut-on expliquer ainsi l'aire de l'*Erica arborea* L., la bruyère arborescente qui aujourd'hui a une aire méditerranéenne disjointe d'une aire éthopienne et d'une aire en Afrique orientale, séparée par le Sahara, dans lequel les stations des pollens subfossiles trouvés au Hoggar et au Tibesti jalonnent la branche saharienne de l'aire quaternaire qui reliait les actuelles aires disjointes.

CONSÉQUENCES EN AMÉRIQUE DU SUD D'UN DÉCALAGE DES ZONES CLIMATIQUES VERS LE SUD

Demeurant toujours dans l'hypothèse de la figure 10, il reste à examiner quelles purent être les conséquences au quaternaire de la formation d'un inlandsis sur l'Europe septentrionale consécutive au déplacement du pôle vers le 77°5 lat. N. 0° long. L'équateur et la bande de forêt dense humide qui lui est liée traversait alors l'Amérique du Sud de la République de l'Équateur au Nord-Est du Brésil. Dans le centre du Brésil l'Hylaea occupait donc son emplacement actuel, toutefois avec une

5

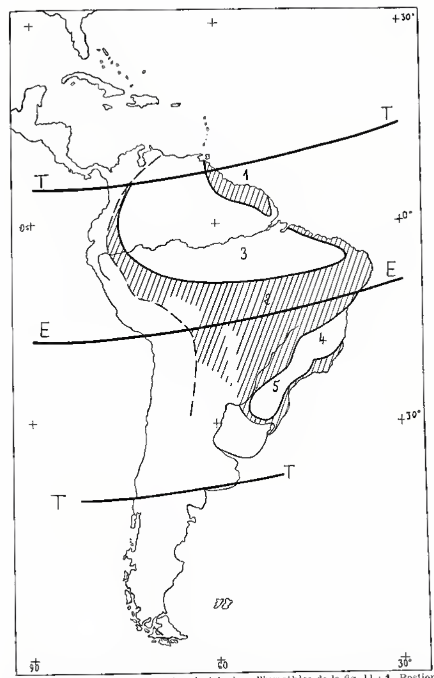


Fig. 13. — Migration de la zone équatoriale dans l'hypothèse de la fig. 11 : **1**, Bastion guyanais. — **2**, Bande forestière équatoriale. — **3**, Zone aride de savanes, de forêts sèches, et de catinga. — **4**, Savanes boisées (campos serrados) et forêts sèches. — **5**, Zone de l'Aracauria en cours de réduction et de savanisation (campos). — — — — — Limite des Andes.

extension vers le sud plus grande qu'aujourd'hui où ses limites atteignent le 14e parallèle sud. Il y a une différence importante entre la répartition de la forêt équatoriale en Afrique et au Brésil. Si dans ce premier continent la bande équatoriale est comprise sensiblement entre les parallèles de 4°, de part et d'autre de l'Équateur, il n'en est pas de même au Brésil où la distribution de l'Hylaea au nord et au sud de l'équateur est dissymétrique. En Colombie amazonienne ses lisières se placent vers les 3°-4° parallèle Nord; au Vénézuela elles s'élèvent jusque vers les 7e-8e parallèles; tandis qu'au sud, au Matto Grosso, elles sinuent vers le 14e parallèle. J'ai donné antérieurement une explication de cette dissymétrie (2). L'équateur au centre du Brésil, dans le cas où nous sommes placés, étant décalé d'environ 8°, on peut admettre que la forêt équatoriale s'étendait dans le bassin du Parana dans l'État de Sao Paulo où elle se reliait à la forêt atlantique. Le massif de Goias, les forêts actuelles ripicoles et de plateaux du haut bassin du Paranaïba (37) sont les vestiges de l'ancienne progression vers le sud de l'Hylaea, mais aujourd'hui l'Hylaea proprement dite est séparée de la forêt atlantique par des campos cerrados (savanes boisées). Cette forêt atlantique de l'Est du Brésil, dite la Serra do Mar, due aux conflits des alizés du Sud-Atlantique et des vents froids venant du Sud s'étend en une bande plus ou moins large et plus ou moins déchiquetée depuis le nord-est du pays jusque dans l'État brésilien méridional de Rio Grande do Sul. Elle est vraisemblablement toujours demeurée en place, étant fille de l'Océan. Les savanes boisées (campos cerrados) du Brésil central qui couvrent aujourd'hui des étendues considérables dans les États du Brésil central, devaient avoir une aire plus restreinte comprise entre les deux aires forestières agrandies de l'Hylaea au Nord et à l'Ouest, et de la Serra do Mar à l'Est et au Sud.

Toujours en raison du décalage vers le sud des aires climatiques, le Brésil méridional était plus chaud qu'aujourd'hui, le Tropique du Capricorne devait traverser l'État de Rio Grande do Sul. *Ces conditions étaient devenues peu favorables au maintien des forêts de conifères (Araucaria et Podocarpus) qui couvraient plateaux et montagnes à l'intérieur du pays.* Elles disparurent ne laissant que ces vestiges que l'on voit actuellement encore dans les États de Minas Geraes (Romariz D. de A., 35) et de Sao Paulo. Elles ne se maintinrent qu'au sud dans les montagnes de Santa Catarina et de Rio Grande do Sul. *Là où elles disparurent elles firent place aux actuelles savanes (campos) herbeuses qui sont si typiques dans les États du Sud du Brésil.* Telle pourrait être l'origine mystérieuse et si discutée de ces campos des États brésiliens méridionaux.

Les régions du nord du continent toujours situées à l'intérieur de la zone intertropicale étaient abondamment, comme aujourd'hui, arrosées par les pluies de l'alizé nord-atlantique *dans les secteurs maritimes.* La forêt guyanaise est donc restée en place. Il est probable que la bande équatoriale s'étant éloignée, la zone plus ou moins sèche comprise entre la forêt des Guyanes et l'Hylaea amazonienne sur laquelle nous avons attiré l'attention, marquée aujourd'hui par une succession de types de végétation plus ou moins xérophytiques allant des Llanos (savanes à boque-

teaux) du Vénézuéla, aux savanes d'Amapa et aux catingas du Piauhy et du Ceara, par les pseudos catingas du haut rio Negro, les campos du haut rio Branco, les campos et forêts sèches du moyen Amazone, cette *zone était plus sèche et qu'ainsi il est vraisemblable qu'une sorte de continuité existait entre ces aires semi-arides, séparant la forêt du plateau Guyanais de l'Hylaea du Brésil central, laissant dans une certaine mesure la cuvelle du moyen Amazone plus ou moins déforestée.*

La côte nord du Brésil entre l'estuaire de l'Amazone et Natal placée dans la même situation que les côtes de Guyane aujourd'hui devait être boisée, même entre Sao Luis de Maranhao et Natal à la place de la catinga actuelle. Ces variations climatiques et leurs conséquences sur la végétation se sont encore accusées au cours de la glaciation canadienne (fig. 11 et 13).

CONSÉQUENCES EN ASIE DU SUD-EST, INDO-MALAISIE ET AUSTRALIE

La position du pôle de la période glaciaire tel que nous l'avons fixée hypothétiquement est telle que les déplacements de l'équateur et des tropiques sont maxima en Afrique (fig. 10) et en Amérique du Sud (fig. 11). *L'Indo-malaisie au contraire demeure dans la zone équatoriale, ou elle s'en écarte peu.* Il en résulte que les changements climatiques et ceux de la végétation n'ont pas eu l'ampleur de ceux que l'on peut admettre pour l'Hémisphère occidental. La forêt dense équatoriale depuis le Tertiaire jusqu'à maintenant a couvert les îles indomalaises et la Nouvelle Guinée.

L'Australie ne paraît pas avoir subi non plus de grandes vicissitudes climatiques durant le quaternaire. Notre étude cependant ne comprend ni l'Asie, ni l'Australie.

PHASE DE DÉGLACIATION
DÉPLACEMENT DU POLE JUSQU'A SA POSITION ACTUELLE

Cette période a été peut-être encore plus courte et soudaine que la précédente. Le pôle vient alors occuper la position qu'il a aujourd'hui, la végétation et la flore suivent, *mais avec un certain retard.* Des reliques s'accrochent là où les conditions de milieu permettent encore cette survivance. Période de déglaciation, de réchauffement en Europe, dans la moitié nord de l'Afrique et au nord de l'Amérique du Sud. Ce moment où l'équateur revenu vers le nord se rapproche et atteint sa position présente, appartient aux temps protohistoriques. Donc c'est celui qui devrait laisser les traces les plus visibles dans la végétation. C'est en effet ce que nous constaterons.

CONSÉQUENCES EN AFRIQUE AU SUD DE L'ÉQUATEUR DU REPLI ÉQUATORIEN

L'équateur abandonne sa position extrême-sud en Afrique australe. La forêt dense humide suit en principe, laissant comme traces de sa courte installation, comme nous l'avons écrit déjà plus haut les forêts

denses des montagnes de l'Angola et des muulus au Katanga. La régression est rapide comme soudainement le climat est devenu demi-aride. Lorsque la forêt équatoriale après son repli s'est à peu près stabilisée sur ses emplacements actuels depuis le Gabon jusqu'à l'Ouganda, *elle laisse au sud entre ses nouvelles lisières qui se forment et les positions qu'elle occupait lors de son avance extrême sud, sur plusieurs degrés de latitude de vastes régions envahies par les graminées. Alors la flore forestière semi-xérophytique, celle des actuelles forêts sèches, forêts claires et savanes boisées soudano-zambézienne bien typifiée par le genre Brachystegia, repliée vers le sud, progresse en direction du nord dans toutes les régions nouvellement savanisées.* Elle s'y installe. *Sa progression est toutefois moins rapide que le recul de la forêt dense humide. C'est pourquoi il subsiste entre les lisières sud actuelles de celle-ci et les forêts claires de Brachystegia si caractéristiques de l'Angola, du Katanga, et de la N. Rhodesia ces très vastes étendues de savanes herbeuses ou médiocrement boisées dont nous avons signalé l'étonnant hiatus biologique.* La forêt claire à *Brachystegia* angolo-rhodésienne progresse toujours de nos jours vers le nord, à travers ces savanes herbeuses, comme l'a constaté Duvigneaud, et *elle n'a pas encore établi le contact avec la forêt équatoriale. Celle-ci d'ailleurs a marqué elle aussi un retard sur le changement climatique.* C'est pourquoi vers la périphérie méridionale actuelle, où les conditions climatiques sont moins bonnes que sous l'équateur lui-même, *elle n'a pas encore fixé ses limites définitives, celles que lui accorderaient les conditions du milieu. Elle progresse lentement elle aussi*, à la rencontre des forêts claires katangiennes. La zone intermédiaire des savanes herbeuses, où se disputeront plus tard forêt dense humide, forêt claire et savanes boisées a cependant été immédiatement envahie par places par cette flore arbustive colonisatrice très banale, et très pauvre, où se signalent quelques espèces très envahissantes d'*Hymenocardia*, *Annona*, *Bridelia*, etc..., flore secondaire si pauvre que son origine récente nous paraît évidente.

La forêt dense humide à partir des bastions gabonais, peut-être aussi mayombéens et congolais central, s'est donc maintenant à nouveau étalée le long de l'équateur dans des régions qui n'étaient plus que savanes et steppes, herbeuses ou boisées. Sa progression a été plus ou moins lente selon la nature du sol et le climat local. *La reconquête est loin d'être terminée;* par exemple dans la zone maritime du Gabon à cause de la saison sèche assez longue (trois mois) et des sols sablonneux, d'où le paysage des « plaines du Gabon » que nous avons décrit précédemment, où alternent bois et savanes. *La forêt nouvelle est une forêt à Okoumé et Ozouga (Aucoumea* et *Sacoglottis)*, caractérisée par ces deux espèces de lumière colonisatrices, forêt dont la composition est nettement différente de la forêt gabonaise de l'intérieur; celle-ci a une flore beaucoup plus riche en raison de son ancienneté et de la permanence de son installation dans le refuge gabonais. Plus au sud, *la forêt n'a pas encore réoccupé les plaines du Niari et de la Ngounié, à cause du climat moins favorable; elle ne s'est pas réinstallée sur les plateaux batékés, gênée par les sols sableux et la présence d'une saison sèche.* D'où ces golfes de savanes équatoriales dont nous avons

signalé l'existence aberrante. Ainsi par cette migration de l'équateur et de la forêt équatoriale, toutes les anomalies de la végétation en Afrique équatoriale trouvent leur explication. L'écologie n'est pas en défaut, mais les adaptations de la végétation à un milieu nouveau étant relativement lentes, *il y a eu un déphasage entre les changements climatiques et l'installation des nouveaux types climaciques.* Telle est l'explication que nous proposons.

CONSÉQUENCES EN AFRIQUE OCCIDENTALE

La savane boisée soudanaise dans la période précédente était parvenue jusqu'à la mer sur la Côte occidentale d'Afrique en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Togo-Dahomey, à l'exception de quelques bastions où la flore forestière s'était réfugiée, dans certains secteurs maritimes et montagnards. Le renversement de la situation climatique, amène évidemment une reconquête par la forêt, les essences les plus héliophiles étant à l'avant garde de la réinstallation, la *progression étant cependant retardée sur les sols sablonneux et d'une façon générale dans les régions occupées par l'homme néolithique* où comme aujourd'hui les feux de brousse devaient ravager les savanes. De sorte que aujourd'hui la *forêt n'a pas encore pu s'établir sur tous les terrains où le climax est redevenu forestier.*

Les conséquences de cette extension récente freinée sont en Côte d'Ivoire les suivantes. Dans la bande littorale de grès ferrugineux tertiaires qui s'étend de l'embouchure au fleuve Sassandra au Cap des trois Pointes à la frontière du Ghana, le sol sablonneux a gêné la reprise de possession par la forêt. *C'est l'origine de ces savanes littorales aberrantes de la région des lagunes en Côte d'Ivoire.* La forêt durant la période d'aridité s'était probablement maintenue dans les ravins d'érosion (forêt à *Turreanthus africana*), elle s'est répandue de là sur les plateaux mais incomplètement. Il n'y a pas de témoins certains d'une ancienne flore soudanienne dans ces savanes, à l'exception du palmier rônier *(Borassus)*. Peut-être est-ce le signe que la savane boisée soudanienne de l'intérieur n'a pas progressé jusqu'à la côte. Je pense plutôt que les espèces de savane si elles sont arrivées jusque là n'ont pas pu s'y maintenir lorsque le climat est redevenu forestier, à l'exception du rônier; les espèces de régions arides dégénèrent lorsque le climat devient humide en permanence. La forêt aujourd'hui pourrait envahir ces savanes. De nombreux faits d'observation le prouvent. Cependant les défrichements en lisière pour la culture, ceux des boqueteaux isolés dans la savane, aboutissant à la formation de la palmeraie littorale à *Elaeis guineensis*, montrent que l'occupation humaine change complètement les données du problème écologique posé ici. Tendance forestière progressive et défrichements s'opposant ont des résultantes localement très variables.

Vers la périphérie septentrionale de la forêt, la progression a été plus grande à l'est et à l'ouest de la Côte d'Ivoire, *moindre dans le secteur central sablonneux, d'où la formation de ce curieux V dessiné par la limite de la forêt,* V de savanes encore creusé et consolidé par l'occupation

humaine qui a contribué largement à enfoncer et à élargir ce coin dans la zone forestière.

Notre hypothèse explique également d'autres faits de distribution floristique. D'abord *la flore forestière de l'ensemble Côte d'Ivoire-Ghana est très nettement moins riche en nombre de genres et d'espèces que la flore gabonaise par exemple.* C'est l'*effet de cette contraction excessive de la forêt sur la côte occidentale d'Afrique* lors de l'éloignement de l'équateur, tandis que la forêt gabonaise, demeurée plus proche de l'équateur a pu se conserver dans une aire plus vaste, soumise à une aridité moindre et pendant une période plus courte.

Il faut noter aussi que les aires réoccupées par la forêt en Côte d'Ivoire et au Ghana le sont par une flore qui est assez différente par ses espèces caractéristiques de la flore des anciens bastions. La première est celle de la forêt que nous appelons aujourd'hui « forêt dense humide semi-décidue à malvales et ulmacées »; la seconde est celle que nous appelons « forêt dense humide sempervirente à légumineuses ». Sans doute ces deux formations sont-elles liées écologiquement aux conditions climatiques différentes qui règnent aujourd'hui dans leurs aires, mais il me paraît qu'il *y a aussi dans la répartition actuelle des espèces des anomalies qui se conçoivent sans peine si l'on met en cause les aires résiduelles de ces espèces dans la période paléoclimatique aride* ayant précédé la phase d'expansion, à partir desquelles les aires actuelles ont été occupées.

D'autres faits de distribution floristique, inexplicables écologiquement, deviennent compréhensibles avec l'hypothèse des successives contraction et dilatation des aires de forêt dense humide.

D'abord en Côte d'Ivoire la présence d'espèces dans la forêt de l'Ouest que l'on ne trouve pas dans la forêt de l'Est, et inversement. Toutes se rencontrent cependant en taches isolées, au Ghana, au Cameroun ou dans l'Oubangui Chari, toutes leurs aires étant séparées les unes des autres parfois par de grandes distances donnant bien l'impression qu'il *s'agit d'aires anciennes probablement continues puis disloquées, au cours des périodes des brusques oscillations climatiques* dont nous tentons de montrer ici la vraisemblance. J'ai donné dans les publications précédentes des exemples de ces fragmentations d'aires inexplicables dans les conditions écologiques du présent (32; 33).

Ce que nous venons de dire pour la flore forestière de la Côte d'Ivoire est valable pour la flore forestière du Ghana voisin. Mais ici il y a un fait nouveau. La forêt actuelle s'arrête devant les plaines d'un grand fleuve, la Volta. A l'est du fleuve elle ne se retrouve qu'en massifs isolés sur les régions montagneuses de la frontière Ghana-Togo. Par une très large ouverture dans ce bassin de la Volta la savane soudanaise perce donc jusqu'à la mer. Au surplus la côte du Ghana à l'Est du Cap des trois Pointes, sur une bande étroite est couverte non de forêt coupée de savanes comme en Côte d'Ivoire, mais de fourrés et de savanes à boqueteaux ou de savanes à termitières buissonnantes. Cette côte est remarquablement peu arrosée par les pluies. Elle est soumise à un climat du type structural Guinéen-forestier où la pluviosité serait très diminuée, l'humidité demeurant élevée

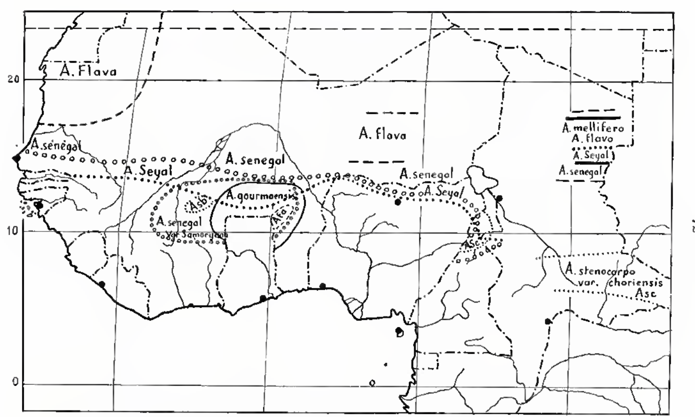


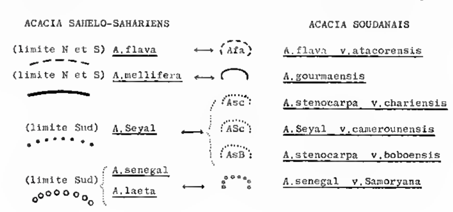
Fig. 14. — Acacias sahélo-sahariens et formes affines soudanaises en Afrique occidentale.

et le déficit de saturation très faible. Les conditions écologiques ne sont donc pas favorables à la forêt dense humide et la présence de formes particulières de végétation s'explique. Il n'en est pas partout de même dans le bassin inférieur savanisé du fleuve Volta. Le climat y est assez médiocre pour la forêt dense humide, mais il n'interdit pas à celle-ci de s'installer en certains secteurs. Sans doute il faut voir dans cette « avancée » de la savane soudanaise encore une conséquence à retardement de la dernière période d'aridité du rythme glaciaire.

CONSÉQUENCES AU SOUDAN ET AU SAHARA

La période de désertification précédente a fait progresser le Sahara méridional vers le sud, alors qu'au contraire le Sahara septentrional jusqu'aux montagnes du Sahara central était envahi par la végétation sylvestre méditerranéenne. Sans doute l'hydrographie de l'actuel Sahara méridional permettait-elle une certaine occupation humaine et des communications transsahariennes plus faciles qu'aujourd'hui, puisque vraisemblablement les oueds sahariens dirigés vers le sud écoulaient partie des eaux de ruissellement relativement abondantes du Hoggar et du Tibesti. Le vrai désert saharien devait alors occuper l'actuelle zone sahélienne. Les dunes et les manteaux de sables qui y sont fixés aujourd'hui devaient être des ergs sahariens, au Ferlo sénégalais, dans le nord de la Nigeria; le fleuve Niger et le lac Tchad étaient à sec. La zone soudanaise devait se réduire à une bande assez étroite sur le Golfe de Guinée, profitant d'une mousson atténuée. L'Oubangui-Chari devait être à l'état de semi-désert. La réhumidification qui a suivi par le sud a établi le nouvel ordre de fait qui existe aujourd'hui.

Il est resté des séquelles floristiques de l'ancienne poussée d'aridité; des espèces d'Acacia se sont maintenues en zone soudanienne, qui ne sont que des variétés écologiques, des espèces écophyllétiques dérivées des espèces sahélo-sahariennes dont les aires sont aujourd'hui nettement plus septentrionales et disjointes des aires des variétés soudaniennes. C'est ainsi que l'*A. Samoryana*



de la Haute Volta soudanaise est une variété de l'*Acacia senegal*, le gommier sahélien. *L'Acacia flava* saharien a une variété *atacorensis* dans les Mts Atacora de la zone soudanaise du haut Togo-Dahomey. *Acacia Seyal*, le typique arbrisseau sahélien à fût ou rouge ou vert tendre a de nombreuses variétés en pays soudanais : var. *chariensis* dans l'Oubangui, var. *boboensis* en Haute Volta, var. *camerounensis* dans le haut Cameroun. *A. mellifera* de l'Ennedi a une lointaine espèce vicariante en Haute Volta soudanaise, *A. gourmaensis*

Il subsiste aussi, preuve évidente de l'ancienne désertification les dunes mortes de l'actuelle zone sahélienne. L'occupation humaine de la zone soudanaise a évidemment apporté des perturbations considérables dans la végétation et la flore, aussi rarement le climax initial d'avant la glaciation a été reconstitué. Au lieu de forêts sèches on ne voit que savanes boisées, savanes arbustives et forêts claires, toutes plus ou moins dégradées. Dans le Sahara central septentrional au contraire, le désert s'est réinstallé. Les hautes montagnes du Hoggar et du Tibesti ont servi de refuge à quelques espèces méditerranéennes.

CONSÉQUENCES EN AMÉRIQUE DU SUD

Le nord de l'Amérique du Sud se réchauffe, la pluviosité augmente, l'Hylaea amazonienne prend sa position actuelle. La zone des savanes qui s'était largement dilatée entre les Guyanes et l'Amazone se réduit à ce qu'elle est : des secteurs isolés de campos. Le nord-est du Brésil après la courte période de passage de la bande équatoriale est soumis au régime aride qu'il connait actuellement. Cependant la forêt humide laisse derrière elle des éléments d'une flore sempervirente sur le relief dont quelques traces subsistent aujourd'hui (remarquablement le palmier babassu, *Orbignya Martiana*, qui est une relique de cette époque dans ses stations extrême Est à la limite du Piaui et du Ceara) (2).

En Amazonie occidentale, les changements ne semblent pas être importants. L'Amazonie péruvienne en effet est restée dans l'aire de l'Hylaea en raison du faible déplacement de l'équateur à cette longitude. C'est dans l'Est du Brésil que de grands bouleversements se manifestent. Forêts sèches, savanes boisées (campos cerrados) et catinga (steppes boisées) suivent la régression de la forêt dense humide et élargissent leur domaine. Des rémanents de forêt dense subsistent cependant sur les sols riches et frais, c'est alors que les forêts du plateau du haut Paranaïba (37) sont détachées de l'Hylaea glissant vers le nord.

Les changements dans le sud du Brésil sont plus sensibles. La forêt d'*Araucaria* avait disparu d'une partie de son aire, sauf dans les États les plus méridionaux de Santa Catarina et de Rio Grande do Sul, succombant à la diminution de pluviosité dûe à la migration de la zone tropicale sèche vers le sud. L'établissement du climat actuel plus humide et plus frais amène le retour de l'*Araucaria* qui actuellement tend à coloniser à nouveau les campos herbeux; mais sa progression est lente sur le plateau méridional brésilien, d'autant plus que l'espèce étant à graine lourde, elle ne se fait que de proche en proche, contrairement à la dispersion par le

vent de tous les conifères à graines ailées légères. De larges enclaves de campos herbeux subsistent donc. La forêt tropicale du Parana elle aussi est favorisée par l'humidification du climat; elle se développe librement à une altitude inférieure à 500 m; à plus haute altitude elle est en concurrence avec la forêt à *Araucaria. C'est cette progression simultanée et concurrente sur les mêmes sols de la forêt d'Araucaria et de la forêt tropicale, qui conduit à ces forêts mixtes de l'Etat de Parana, où une haute futaie pionnière d'Araucaria domine des étages inférieurs d'une végétation tropicale dense qui rend difficile la régénération des Araucaria.*

CAS DE L'HYPOTHÈSE DES PULSATIONS CLIMATIQUES

Comme la précédente elle a ses théoriciens et l'avantage de ne heurter ni la mécanique rationnelle peu encline à admettre la théorie du basculement de l'axe de rotation terrestre, ni les partisans de la fixité de la croûte terrestre. Pour certains tenants de l'hypothèse des pulsations climatiqeus la température moyenne de la Terre était autrefois, durant de longues périodes, d'environ 22°. Elle s'abaisserait pendant les périodes glaciaires jusqu'à 5°. Nous sommes entrés depuis un million d'années dans une de ces périodes glaciaires, la glaciation quaternaire. Elle est entrecoupée de périodes interglaciaires plus chaudes, comme celle où nous vivons et où depuis la fin de la dernière glaciation la température moyenne serait remontée de 8° à 15°. Sur la cause de ces apparitions brusques de glaciations les théories ne manquent pas : passage au travers de zones spatiales riches en poussières cosmiques interceptant le flux solaire calorifique et lumineux et abaissant la température terrestre; poussières volcaniques dans les couches supérieures de l'atmosphère formant écran vis à vis du rayonnement solaire consécutives à une période d'intenses éruptions volcaniques; variations cycliques dans l'activité thermonucléaire du soleil amenant des variations dans le rayonnement solaire. Beaucoup de théories ingénieuses ont été échafaudées.

La paléoclimatologie ne me semble cependant pas toujours d'accord avec ces théories des pulsations climatiques. Il est connu que les régions polaires ont été à certaines époques géologiques couvertes de forêts exubérantes qui ont laissé des dépôts de charbon, et que des régions équatoriales furent recouvertes de glaciers dont témoignent les traces d'érosion glaciaires et les couches de tillites. Ces faits géologiques sont plutôt en faveur des théories qui font varier les positions respectives des pôles et des continents. Par exemple si nous imaginions qu'à la fin du tertiaire le rayonnement solaire était plus intense qu'aujourd'hui et qu'ainsi la température moyenne de la Terre était nettement plus élevée que la température de notre temps, nous aurions sans doute l'explication de ces faits connus qu'une végétation de palmiers, de fougères arborescentes, de bananiers poussait au Groënland et que l'Europe occidentale avait une flore subtropicale; les fossiles nous apportent la preuve évidente de sa présence. Mais quid des régions tropicales! La température y était encore plus forte qu'aujourd'hui. CAILLEUX a montré (29) d'après MOLLIARD (1921, 1923)

que cette température était particulièrement favorable à un développement intensif de la vie végétale, et qu'en conséquence non seulement la vie végétale y était toujours possible, mais qu'au delà on pouvait croire qu'elle ait pu atteindre dans ces conditions son summum biologique. Je me rends d'autant plus volontiers à ce raisonnement que l'échauffement général devait entraîner une humidification de l'atmosphère et donc une pluviosité considérablement accrue dans les régions équatoriales. Cette augmentation de l'intensité du rayonnement devait par ailleurs être notablement atténuée dans ses effets calorifiques en zone intertropicale par l'épaississement probable de l'écran nuageux et l'importance du refroidissement résultant de l'évaporation terrestre après les pluies. Il faudrait donc envisager dans ces régions intertropicales, une extension considérable des forêts denses humides résultant du renforcement des pluies de toute origine, de mousson, d'alizé, de convection ou de relief. L'Afrique aurait dû être recouverte alors dans une très large zone équatoriale de forêt dense humide, sans discontinuité de l'Océan atlantique à l'Océan indien. Cette conclusion ne concorde pas avec celle des géologues. FURON (30) estime que les formations de sable et de grès de l'Afrique équatoriale indiquent au tertiaire un climat désertique et que la présence de la forêt équatoriale dans ces régions est inconcevable avant l'époque quaternaire.

Il y a entre cette hypothèse et l'affirmation du géologue R. FURON une contradiction absolue : « La grande forêt équatoriale n'a pas pu occuper ses emplacements actuels avant le quaternaire dont la base semble marquée par une carapace ferrugineuse. Elle a dû se trouver réduite à des refuges favorisés, d'où elle a pu repartir à la conquête de l'Afrique centrale ». Cette opinion est fondée sur l'existence d'une série de grès polymorphes nummulithiques reconnue dans tout le bassin du Congo (plateaux batékés), en Angola et même au Gabon. En Afrique équatoriale encore le Miocène inférieur avec une pénéplaine recouverte de graviers et des formations limonitiques semble avoir connu un climat chaud à deux saisons tranchées, l'une sèche, l'autre pluvieuse. Au dessus de la cuirasse ferrugineuse se trouve la série supérieure continentale du Kalahari, constituée de limons sableux de couleur ocre, témoignant encore d'un climat aride.

Le botaniste A. CHEVALIER (31) a émis l'opinion, en se plaçant à un autre point de vue, que la forêt dense en Côte d'Ivoire lui semblait d'origine assez récente.

Outre ces observations d'ordre géologique la théorie des pulsations climatiques conduit à des développements sur les variations dans la distribution de la végétation intertropicale au quaternaire, en Afrique et en Amérique, qui ne concordent que partiellement avec ceux qui ont été exposés en conséquence des théories mobilistes.

CONSÉQUENCE DE LA PÉRIODE GLACIAIRE EN AFRIQUE OCCIDENTALE ET ÉQUATORIALE

Le refroidissement général, la réduction de la pluviosité qui en est la conséquence amènent une rétraction et une fragmentation de la bande

forestière équatoriale. Comme dans l'hypothèse précédente, l'aridité augmentant surtout dans les secteurs de moindre résistance écologique, cette bande est découpée en plusieurs bastions isolés, refuges de la flore guinéo-congolaise : bastion libéro-ivoréen dans le bassin du bas Cavally, bastion ivoro-ghanéen dans le bassin de la Tanoé, bastion bas-camerounais, et surtout bastion gabonais. Peut-être aussi un bastion congolais s'est aussi constitué dans la dépression marécageuse de la cuvette congolaise ainsi que dans les hautes montagnes du Congo oriental.

Les conséquences de cette contraction de la forêt seraient donc en gros les mêmes que dans le cas où nous nous sommes placés précédemment. Observons toutefois que la persistance des forêts actuelles sur les montagnes de l'Angola, et celles des reliques forestières au Katanga ne peut s'expliquer que si la bande forestière équatoriale avait avant le bouleversement glaciaire une largeur beaucoup plus grande qu'aujourd'hui avec des limites sud dépassant le 10e latitude Sud au lieu du 4e latitude Sud actuellement.

Avec cette réserve l'hypothèse du refroidissement général survenu brutalement aurait amené les mêmes conséquences sur la végétation africaine équatoriale que dans l'hypothèse précédente et il n'est pas nécessaire d'y revenir en détail. Il n'en est pas ainsi pour l'Afrique australe. Dans le premier cas, il y avait réchauffement de cette partie du continent africain par comparaison avec les températures actuelles, du fait du déplacement vers le Sud de la zone intertropicale et donc une pluviosité accrue, d'où des extensions de la flore tropicale afromontagnarde vers le Sud.

Dans le cas présent l'Afrique du Sud n'est pas épargnée par l'aridité et il y a une régression biologique générale de la végétation. Pour expliquer l'imprégnation actuelle de la flore tropicale dans l'est et le sud de l'Afrique australe, il faut admettre qu'à l'aube quaternaire cette flore s'étendait très largement dans l'Est de l'Afrique australe, couvrant montagnes et plateaux. Sa disparition brutale aurait laissé ces vides du Veld de l'Afrique du Sud qui n'ont été que partiellement repris par la forêt lors des périodes interglaciaires et en particulier au cours de celle où nous nous trouvons.

La seconde hypothèse permet donc encore de répondre aux questions relatives aux variations de la distribution de la végétation et des flores qui se sont manifestées au quaternaire.

Dans l'hémisphère nord des difficultés se présentent au Sahara à l'époque de la glaciation. L'aridité y est intense, plus qu'aujourd'hui. La présence de la calotte glaciaire européenne est-elle suffisante à expliquer une humidification de l'Afrique du Nord et du Sahara septentrional, alors que la diminution des pluies est un fait fondamental de la climatologie des périodes de glaciation? Il est douteux que l'inlandsis européen ait pu déterminer un phénomène aussi grandiose que celui de l'invasion des montagnes du Hoggar par la flore forestière méditerranéenne. Dans l'hypothèse précédente cela se comprenait puisque outre l'effet direct possible de l'inlandsis il y avait surtout le déplacement des zones climatiques et que l'on pouvait imaginer que le parallèle de 50° était à hauteur de l'Algérie tellienne. La présence des reliques méditerranéennes au

Sahara central ne devient alors explicable que si nous admettons que ces reliques sont en réalité des vestiges d'une flore tempérée chaude humide paléoquaternaire d'avant les glaciations.

Nous serions donc conduits à envisager que l'Afrique à la fin du ter riaire, du moins avant la catastrophe glaciaire, était dans son ensemble beaucoup plus arrosée par les pluies qu'aujourd'hui et qu'en conséquence la végétation forestière y avait une extension plus grande que maintenant; que le nord du Sahara était couvert au moins par places d'une flore tempérée chaude, à conifères et feuillus caducifoliées; que la zone de forêt équatoriale était très largement dilatée par rapport à son emprise actuelle; que l'Afrique orientale était également couverte de forêt tropicale et subtropicale jusqu'à son extrémité sud, et que les déserts dans l'ensemble étaient beaucoup moins étendus qu'aujourd'hui ou même inexistants. C'est bien à cette dernière conclusion que nous aboutissons : il n'y aurait pas eu de grands déserts à la fin du tertiaire. Elle se heurte aux opinions des géologues.

CONSÉQUENCE DE LA PÉRIODE GLACIAIRE EN AMÉRIQUE DU SUD

La même hypothèse d'une large extension de la flore équatoriale et tropicale humide à l'époque tertiaire appliquée à l'Amérique du Sud n'est pas non plus satisfaisante. Des reliques d'une ancienne forêt à *Araucaria et Podocarpus*, nous l'avons déjà dit, se trouvent très au nord de la forêt d'*Araucaria* continue actuelle[1] dans laquelle ne commence que l'État de Parana. Cette forêt requiert un climat très pluvieux et doux, elle est incompatible avec un climat équatorial pluvieux et chaud. Ce climat optimum de l'*Araucaria* devait donc être celui d'une partie du plateau central brésilien couvert aujourd'hui de forêt tropicale humide et de campos cerrados sous un climat qui n'est plus propice à l'*Araucaria*.

CONCLUSIONS

Nos préférences dans l'état présent de nos connaissances très limitées et tenant compte essentiellement des faits biologiques et éventuellement géologiques vont plutôt à la première hypothèse. Une période soudaine et brutale de glaciation a eu pour conséquence dans la zone équatoriale et subéquatoriale de forêt dense humide une aridification qui a entraîné la disparition rapide de la plus grande partie de cette forêt en place, à l'exception de quelques bastions refuges de la flore. A la forêt a succédé immédiatement la savane herbeuse ou boisée. Dans le Sahara les effets ont été différents au Nord et au Sud. Au Nord, un climat plus humide et plus froid s'est établi entraînant l'extension jusque dans les montagnes du Sahara central de la végétation sylvestre méditerranéenne à conifères et espèces feuillues caducifoliées. Au Sud la désertification s'est aggravée, sévissant dans de grands secteurs de la zone actuelle sahélienne et souda-

1. Le botaniste Froes a découvert des *Podocarpus* dans la forêt amazonienne, à l'ouest de S. Luiz de Maranhao, non loin de la mer.

nienne. Cependant les rivières descendant vers le sud des montagnes du Sahara ont probablement permis des communications et des contacts de la flore méditerranéenne et de la flore tropicale sèche, en dépit de l'aridité climatique.

Au sud de l'équateur actuel le climat devient plus chaud et plus humide, attirant la forêt équatoriale qui tend à occuper une nouvelle bande territoriale vers le centre de l'Angola et le sud du Congo. Derrière elle les savanes herbeuses prennent possession des anciens sols forestiers. En Afrique orientale ce climat favorise l'expansion des forêts tropicales sur les montagnes et les hauts plateaux, ainsi que leur extension vers le sud où elles approchent de la région du Cap (Knysna). Les mêmes variations climatiques favorisent la progression des forêts dans le secteur N-W de Madagascar.

Les migrations de la végétation sont nécessairement en retard sur le bouleversement climatique qui s'est produit; la disparition de la forêt dense humide quand le milieu devient aride est vraisemblablement brutale, mais sa progression vers le sud à climat devenu propice est lente. La forêt avance probablement en s'étirant le long des rivières et par les ravins dans le relief; on peut difficilement croire à un déplacement de masse de la forêt.

La phase de déglaciation qui n'est pas moins soudaine et rapide que la phase de glaciation, et peut être au contraire plus brutale, ramène partiellement la forêt équatoriale sur ses positions initiales, avec un grand décalage dans le temps, de sorte qu'aujourd'hui toute l'aire écologiquement possible pour cette forêt n'est pas encore occupée. La tendance à la progression persiste, entravée par les défrichements et les feux de brousse.

Quelques séquelles forestières subsistent dans le sud où progressent les savanes boisées et forêts claires à la rencontre des nouvelles lisières (actuelles) de la forêt équatoriale. *Ainsi les savanes des plaines de la Ngounié, les savanes littorales du Gabon, de la Côte-d'Ivoire, de la vallée du Niari, des plateaux batékés, les plateaux gréseux du sud du Congo, etc... s'étendent sur des aires qui furent abandonnées par la forêt équatoriale dans le déroulement de ses migrations les plus récentes et dont certaines ne sont pas encore reconquises tandis que d'autres au Sud ne sont pas encore colonisées par la flore en expansion des savanes boisées et forêts claires australes. La forêt dense n'a pas encore réussi à récupérer tous les sols trop sableux et toutes les aires où les conditions locales du climat ne lui sont pas très favorables.* Les lisières septentrionales de la forêt marquent le front actuel de la progression vers le Nord mais elles n'ont pas encore atteint les limites qui leur sont écologiquement accessibles. La reconquête de la terre est entravée partout où les conditions du milieu, surtout celles du sol, sont moins favorables puis aussi par les défrichements et les feux. Ainsi s'expliquent en partie les savanes du V en moyenne Côte-d'Ivoire, les savanes du plateau camerounais, celles des grès de la Sangha, de l'Ouellé au Congo.

Il y a aussi régression générale des forêts de montagnes des hauts plateaux en Afrique orientale, de même dans le centre et l'ouest de Madagascar.

Les steppes herbeux du haut Veld de l'Afrique du Sud, les steppes des hauts plateaux de Madagascar, l'instabilité des forêts malgaches de l'Ouest et du Centre en sont le résultat.

Quant au Sahara, la péjoration du climat intervenue dans le Nord a fait disparaître la flore forestière méditerranéenne, sauf des vestiges montagnards.

SUR LES HOMOLOGIES DES FLORES AFROMONTAGNARDES OCCIDENTALE, ORIENTALE ET AUSTRALE

C'est un fait remarquable, bien reconnu, que les grandes homologies qui existent entre les flores des hautes montagnes de l'Afrique occidentale et celles des chaînes de montagnes de l'Afrique orientale et australe, en dépit des distances considérables qui les séparent. Beaucoup de genres orophiles africains sont communs à tous ces sommets, certaines espèces aussi; d'autres, de l'Est et de l'Ouest, considérées comme différentes ne sont que des espèces vicariantes. Cette flore est caractéristique d'une Région chorologique afromontagnarde, où l'on peut suivant l'altitude distinguer deux domaines; domaine afro-alpin au-dessus de 3 000 m et domaine afro-altimontain en-dessous de 3 000 m. Ce dernier peut être subdivisé géographiquement en plusieurs sous-domaines : oriental, austral, angolan et occidental.

Le domaine afro-alpin n'est pratiquement pas représenté en Afrique occidentale, le Mt Cameroun seul dépassant 3 000 m. Le second Domaine occupe en Afrique occidentale des aires incomparablement plus petites qu'en Afrique orientale et australe, ce qui avec les distances considérables qui séparent les hautes montagnes de l'Est de celles de l'Ouest, rend encore plus remarquable la similitude des flores. Ce sous-domaine occidental comprend la chaîne des volcans alignés le long d'une ligne de fracture S.-W.-N.-E. passant par les îles San Tomé (2 024 m), Fernando Po (Pic St-Isabel 3 007 m, Pic Serrano 2 662 m) et jalonnée sur le continent par les volcans du Mt Cameroun (4 070 m), Manengouba (2 420 m) et des Bamboutos (2 679 m). En Afrique occidentale les plus hauts sommets sont le Mt Loma (2 000 m) en Sierra Leone et les Mts Nimba (1 800 m) sur les confins Côte-d'Ivoire-Guinée. La flore afro-montagnarde sur ces montagnes de l'Afrique occidentale de très moyenne altitude est très peu importante. Cependant il est à noter qu'on y a signalé la présence de quelques espèces afro-montagnardes qui n'existent pas dans la forêt dense humide de basse ou moyenne altitude, laquelle sépare d'une barrière qui leur est infranchissable la Guinée et le Cameroun de l'Afrique orientale. Ainsi parmi ces espèces orophiles caractéristiques on a signalé un houx, *Ilex mitis*, au Mt Nimba qui se trouve sur toutes les hautes montagnes de l'Afrique et même de Madagascar, des espèces de *Maesa*, *Lachnopylis*, *d'Olea* au Fouta Djalon.

C'est au Cameroun et à Fernando Po évidemment que cette flore afro-montagnarde occidentale est la mieux représentée. On y retrouve tous

ces genres caractéristiques : des conifères, *Podocarpus ;* des éricacées, *Blaeria, Agauria, Philippia ;* rosacées, *Pygeum, Parinari, Rubus ;* myricacées *Myrica ;* monimiacées, *Xymalos ;* solanacées, *Discopodium ;* thyméléacées, *Gnidia ;* myrsinacées, *Rapanea, Maesa ;* une légumineuse, *Adenocarpus Mannii ;* une caricacée, *Cylicomorpha ;* une ternstrémiacée, *Mechiora ;* une alangiacée, *Alangium ;* etc... ...Cette flore orophile de l'Ouest africain est beaucoup moins riche en nombre d'espèces et en degré d'endémicité que la flore correspondante de l'Afrique orientale, dont elle dérive manifestement.

Il y a nécessairement une explication à cette présence dans les chaînes des volcans du fond du Golfe de Guinée de familles ou de genres qui n'ont aucun représentant dans la flore planitiaire africaine, et qui au contraire constituent les éléments essentiels d'une flore très spécialisée des hautes montagnes de l'Afrique orientale dont elles sont séparées par des milliers de kilomètres de forêt dense guinéo-congolaise et de savanes.

Il n'y a pas de relais possible pour cette flore entre le Cameroun et les montagnes qui bordent les grands fossés tectoniques de l'Afrique de l'Est. Les distances sont trop grandes pour expliquer ces aires disjointes par des transports accidentels. Il faut donc bien admettre que ces aires furent à certaines époques reliées les unes aux autres mais non nécessairement simultanément, c'est-à-dire, puisqu'il n'y a pas de hauts reliefs continus entre les montagnes de l'Ouest et celles de l'Est, comme c'est le cas en Afrique orientale dans la série des chaînes de montagnes qui s'allongent du Nord au Sud, de l'Éthiopie au Cap, que ces liaisons se sont faites par les forêts de basse ou moyenne altitude à une certaine époque où cela était écologiquement possible.

La flore afro-montagnarde pour nous est une relique aujourd'hui réfugiée en montagne d'une très ancienne flore de basse ou de moyenne altitude. Elle trouve à haute altitude ($>$ 2 000 m) les conditions climatiques de la montagne en pays tropical humide et chaud, c'est-à-dire des températures moyennes modérées, sans importante amplitude dans l'année, c'est-à-dire sans véritable hiver, ue grande humidité permanente, un faible déficit de saturation. De telles forêts n'existent plus à basse altitude en Afrique.

Peut-être peut-on faire un certain rapprochement avec la forêt de Knysna en Afrique du Sud, au bord de la mer vers le 34e latitude Sud et plus généralement avec certaines des forêts de basse altitude du Natal, où des espèces appartenant à des genres de la forêt afro-montagnarde se trouvent en mélange avec une flore spécialeà la Région Sud-Est africaine. On y trouve par exemple des *Podocarpus, Olea, Apodytes, Rapanea, Maesa, Erica, Philippia, Blaeria, Xymalos, Olinia, Ilex, Pygeum, Lachnopylis,* etc...

La forêt côtière de Knysna vers 200-500 m altitude connaît une température moyenne annuelle de 15-16°, une saison assez froide de cinq-six mois sans un mois à température moyenne inférieure à 12°. L'amplitude thermique est forte cependant (8°). Les températures maxima sont exceptionnellement très élevées. Il y a quelques gelées dans les vallées, mais

peu fréquentes et peu dommageables. L'indice pluviométrique varie de 850 à 1 200 mm et plus. Aucun mois sec. Les pluies sont réparties très régulièrement. Le déficit de saturation est faible, avec une amplitude annuelle très faible.

Ce n'est évidemment pas dans la zone équatoriale que l'on peut trouver de telles conditions climatiques, mais dans une zone subtropicale qui serait bien arrosée par les pluies. Nous ne pouvons concevoir la possibilité d'un tel régime climatique dans la région couvrant les volcans du bas Cameroun et les montagnes de l'Afrique occidentale qu'avec des changements climatiques considérables qui dépassent de beaucoup ceux qui ont pu intervenir au quaternaire. Cette possibilité apparaît cependant si nous nous reportons au croquis de la position hypothétique d'un équateur tertiaire au travers du Sahara (fig. 9), avec le Tropique du Capricorne coupant ce qui est aujourd'hui le nord de l'Angola et le sud du Congo. En effet sur le plateau austral pouvait alors régner un climat subtropical assez doux, or à cette latitude (vers 12-13° lat. S.), il y a une succession de hauts plateaux et de montagnes depuis la chaîne des Mitumba (le long du lac Tanganika) jusqu'aux montagnes les plus hautes de l'Angola (2 570 m) par le nord de la N. Rhodesia (1 610 m). Il semble qu'il y ait là un cheminement possible pour une flore subtropicale orientale, qui de là aurait pu par les montagnes de la province de Luanda en Angola, des Mts de Chaillu au Gabon et le plateau camerounien atteindre d'abord la région tectonique des volcans du Cameroun. Certaines espèces auraient également pu poursuivre vers l'Ouest dans les secteurs côtiers suffisamment arrosés et atteindre les montagnes de Guinée.

Il y a dans le sous-domaine angolan montagnard, des genres appartenant à la flore montagnarde orientale, qui peuvent être considérés comme des reliques de l'ancienne flore, tels que : *Sparmannia*, *Maesa*, *Myrsine*, *Apodytes*, *Hypericum*, *Lachnopylis*, *Pittosporum*, *Heteromorpha*, *Clutia*, *Calpurnia*, *Fagariopsis*, *Osyris*, etc...

Il convient aussi d'observer qu'il n'est pas impossible que nombre d'espèces de la flore afro-montagnarde puissent vivre sous des climats plus chauds que leur climat orophile actuel, c'est-à-dire à des altitudes moindres, mais que cette descente leur est interdite par la concurrence interspécifique de la flore de forêt dense humide des basses et moyennes altitudes. Cette plasticité écologique entravée par la compétition multispécifique n'est pas invraisemblable. Elle expliquerait comment la flore afro-montagnarde a pu se répandre au tertiaire dans une large zone subtropicale humide traversant l'Afrique, puisqu'elle n'était alors pas encore en concurrence avec la flore mégatherme qui se trouvait dans l'hémisphère Nord, quelque part au travers du Sahara.

Ainsi la flore afro-montagnarde actuelle serait une ancienne flore subtropicale de climat tempéré chaud et humide, réfugiée en haute montagne depuis l'établissement de l'équateur sur sa position actuelle. Dans l'hypothèse du refroidissement et du dessèchement glaciaire ou du déplacement vers le sud de l'équateur au quaternaire, l'emprise de cette flore tertiaire aurait subi de grands bouleversements.

Bibliographie sommaire

1. Aubréville A. — *Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale*, 1949.
2. — *Étude écologique des principales formations végétales du Brésil*, 1961.
3. — *Étude sur les forêts de l'Afrique équatoriale française et du Cameroun*, 1948.
4. Prince Louis-Amédée de Savoie. — *Le Ruwenzori*: 155 (1909). Traduction A. Poizat.
5. Aubréville A. — Les expériences de reconstitution de la savane boisée en Côte-d'Ivoire, *Bois et Forêts Trop.*, 1952.
6. Tillon. — Étude d'une parcelle de savane mis en défens (République Centrale Africaine), *Bois et For. Trop.*, 1961.
7. Humbert H. — *Première exploration botanique du massif du Marojejy à Madagascar*. 1958.
8. Aubréville A. — Échos du Congo Belge, *Bois et For. Trop.*, 1951.
9. — La Casamance, *Agro. Trop.*, 1947.
10. Meulenberg. — *Introduction à l'étude pédologique des sols du Territoire du Bas-Fleuve, Congo Belge*, 1949.
11. Aubréville A. — Prospections en chambre XXIX, *Bois et For. Trop.*, 1952.
12. Acocks. — *Veld types of South Africa*, 1953.
13. Bayer. — *The grasses and pastures of South Africa*, 1955.
14. West. — *The végétation of Weenan Country*, Natal, 1951.
15. Staples. — *Studies in veld management*, 1931.
16. Aubréville A. — La forêt de pin de Parana, *Bois et For. Trop.*, 1948.
17. Furon R. — Les problèmes de paléoclimatologie et de paléobiologie posés par la géologie de l'Arctide, *C. R. Soc. Biogéo.*, 1950.
18. Vachon M. — A propos des glaciations et de leurs répercussions sur la répartition des flores et des faunes, *C. R. Soc. Biogéo.*, 1949.
19. Kuhlmann E. — Vegetaçao campestre do Planalto Meridional do Brasil, *Inst. Bras. Géo. et Est.*, 1958.
20. Bruneau de Miré Ph. et Quézel P. — Sur quelques aspects de la flore résiduelle du Tibesti : les fumerolles du Toussidé et les lappiaz volcaniques culminaux de l'Emi Koussi, *Bull. Soc. Hist. Nat. Af.*, 1959.
21. Humble Oil Company. — *The Review of Scientific Instrument*, 1955. *Science*, 1957.
22. Tricart J. — Tentative de corrélation des périodes pluviales africaines et des périodes glaciaires, *C. R. S. G. Fr.*, 1956.
23. Runcorn S. K. — *Endeavour*, 1955.
24. Opdyke N. D. et Runcorn S. K. — Le paléomagnétisme et les directions des vents aux époques anciennes, *Endeavour*, 1959.
25. Aubréville A. — *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*, 1949.
26. Hapgood C. et Campbell J. — *Earth's Shifting Crust*, 1960.
27. Quézel et Martinez. — *Étude palynologique de deux diatomites du Borkou*, 1958.
28. Quézel R. — Flore et Palynologie saharienne, *Bull. I.F.A.N.*, 1960.
29. Cailleux A. — Paléoclimats et optimums physiologiques, *C. R. Soc. Biogéo.*, 1950.
30. Furon R. — Notes de paléoclimatologie africaine, *C. R. Soc. Biogéo.*, 1948.
31. Chevalier A. — L'origine de la forêt de la Côte-d'Ivoire, *C. R. Soc. Biogéo.*, 1948.
32. Aubréville A. — A la recherche de la forêt en Côte-d'Ivoire, *Bois et For. Trop.*, 1957, 1958.
33. — Prospections en chambre LXIV, *Bois et For. Trop.*, 1961.
34. Groulez J. — Le reboisement des savanes pauvres de la ceinture brazzavilloise, *Bois et For. Trop.*, 1956.

35. ROMARIZ D. DE A. — Mapa do vegetaçao origal dos regioes central sul e de mata, do estata de Minas Geraes, *C. R. du XVI Cong. Int. Géo*, Lisbonne, 1949·
36. VIGNAL P. — La disparition de la forêt malgache des hauts plateaux, *Bois et For. Trop.*, 1956.
37. SPERIDIAO FAISSOL. — Vegetaçào e solos no sudoeste do planalto central, *Inst. bras. gèo. e esta.*, 1953.

Les publications sont énumérées dans l'ordre où elles sont citées dans le texte.

SOMMAIRE

COMPOSÉES NOUVELLES DE MADAGASCAR

par Henri HUMBERT

Les espèces décrites ci-dessous sont les dernières reconnues nouvelles avant la publication du tome III des Composées dans la *Flore de Madagascar et des Comores* publiée sous les auspices du gouvernement de la République malgache et sous la direction scientifique de l'auteur de la présente note, qui a élaboré lui même la famille [1].

Celle-ci, en raison de son ampleur, a été divisée en trois tomes. Le tome I (paru en 1960) comprend les tribus suivantes : Vernoniées, Eupatoriées, Astérées; le tome II (paru en janvier 1962), les Inulées; le tome III (terminé, à paraître dans le courant de 1962), les Héliantheés, Anthémidées, Sénécionées, Mutisiées, Cichoriées), soit au total plus de 900 pages copieusement illustrées (162 planches de dessins, toutes les espèces figurées, au moins par des détails distinctifs).

Apodocephala Coursii H. Humb. sp. nov.

Frutex (ca. 4 m altus) ramosissimus ramulis validis, costulalis, pubescentia fusca minuta, crispa, paulum araneosa, laxe praeditis. Folia alterna, firma, petiolata, limbo late elliptico vel ovato (10-12 cm longo, 7-8 cm lato), e media parte ad basim breviter cuneatam attenuato, minutissime serrulato, dentibus obliquis (ca. 2 mm basi latis, 0,5 mm altis) apice callosis, supra papilloso, subtus pubescentia fusca, pilis flagelliformibus flagello crispo leviter adpresso instructa, dense onusto, pinnatinervio, nervo medio valido subtus prominente, nervis secundariis obliquis sub angulo 45-60° diductis, leviter

1. Les Composées se placent au deuxième rang parmi les Phanérogames de la Grande Ile (plus de 550 espèces « linnéennes », dont près de 500 endémiques, nombreuses sous-espèces et variétés), le premier rang revenant de loin aux Orchidées; les autres familles dont l'importance numérique avoisine celle des Composées sont les Graminées (dont la rédaction par M[lle] A. CAMUS est à peu près achevée), les Légumineuses, les Rubiacées, les Acanthacées, en cours d'élaboration. Actuellement 7308 pages de la Flore ont déjà été publiées, par fascicules correspondant aux familles avec 1207 planches de dessins; 1500 pages sont prêtes pour l'impression, avec 270 planches.

2. Depuis la publication de mon travail d'ensemble sur les *Composées de Madagascar* dans les Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie (Caen, 1923, t. XXV), où figure la bibliographie relative à cette famille pour la Grande Ile, j'ai décrit un grand nombre d'espèces nouvelles, dans le Bulletin de la société Botanique de France (Paris, 1931, LXXVII, à 1948, XCV), dans le Bulletin du Museum, 2e série (Paris, 1932, IV) dans les Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar, série B (Tananarive 1955, VI) et dans les Notulae Systematicae (Paris 1939, VIII à 1960, XVI).

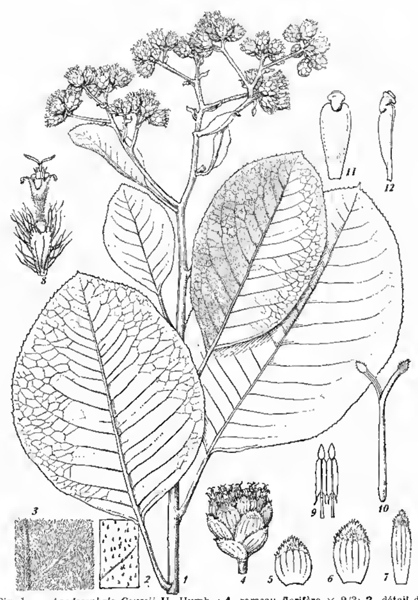


Fig. 1. — *Apodocephala Coursii* H. Humb. : **1**, rameau florifère × 2/3; **2**, détail de feuille (face supérieure) × 3; **3**, *idem* (face inférieure); **4**, capitule × 2; **5**, **6**, **7**, bractées involucrales externe, moyenne et interne × 3; **8**, fleur × 4; **9**, étamines × 6; **10**, style × 6; **11**, jeune akène (face externe, poils non figurés) × 6; **12**, *idem* (de profil).

arcuatis, 12-18 utroque latere, inter se et reticulo tertiario anastomosatis, petiolo supra canaliculato (3-3,5 cm longo), basi leviter dilatato. Capitula ovoidea (0,8-1 cm longa, 0,6 cm lata), breviter pedunculata, in glomerulos densos aggregata, glomeruli in corymbos compositos terminales dispositi; ramuli corymborum bracteis foliaceis axillantibus abrupte diminutis basi praediti, ceterum ebracteati, puberuli. Involucri bracteae parum adpressae, ca. 4-seriatae, praeter apicem valde induratae, nervis parallelis impressis 5-7 percursae, apice in appendicem tenerem semi-orbicularem, fimbriatam et papillosam productae, inferiores laxe araneosae, ceterae dorso glabrae. Receptaculi paleae bracteis parum dispares, angustiores, vix induratae, bracteas intimas aequantes. Flosculi ca. 15 paleas paulo superantes; corollae (4 mm longae) tubus triente inferiori angustus, pilis albidis birtis minutis dense tectus, supra campanulatus, laxe birtellus, lobi acuti trientem superiorem tenentes, papillosi, uninervi, post anthesim arcuatim patuli. Ovarium dorsiventraliter compressum, breviter stipitatum, e basi modice ampliatum, pilis albidis lucidis majusculis (usque ad 2 mm longis), oblique birtis, praeditum, apice abrupte truncatum et collo angustissimo superatum, collo more litteram S bis geniculato, facie externa partis superioris ovarii arcte adpresso, superne in annulum, basim corollae efformantem (ut in nonnullis speciebus generis), abrupte dilatatum (Achaenia matura non visa).

En forêt ombrophile sur la piste de Befotaka à Baraka (côte Est) vers 700 m alt. 17 septembre 1959, *G. Cours* 5299 (Holotype P).

C'est la 9e espèce actuellement connue de ce genre endémique d'Astérées propre à la région orientale de l'île. Toutes sont ou des arbustes, ou des arbres, certains de première grandeur [1].

A. Coursii est à placer au voisinage de *A. radula* par les caractères des involucres, des paillettes et des fleurs, en particulier par le curieux col gibbeux surmontant l'ovaire et au sommet duquel s'insère la base dilatée, annuliforme, de la corolle (base seule persistante sur l'akène dans *A. radula*), mais il diffère profondément de celui-ci par les caractères foliaires : dans *A. radula*, les feuilles sont sessiles, entières, oblancéolées-panduriformes, densément hérissées de poils raides sur les deux faces; en outre, les ovaires et les akènes sont glabres et marginés.

Emilia Decaryi *H. Humb.* sp. nov.

E caudice lignoso bienni vel perenni caules nonnulli erecti basi sublignosi orti, ramosi (3-6 dm alti), glabri, leviter costulati. Folia glabra, ima basi sub anthesim delapsa, sequentia limbo anguste oblanceolato (2-4 cm longo, 0,3-0,6 cm lato), integro vel superne levissime sinuato, in petiolum angustum

1. Cf. H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Composées, t. I (1960), 220 (fig. XLIV, 1-8).

2. Dédiée à M. Gilbert Cours, directeur de l'Institut de Recherches Agronomiques de Madagascar, qui a récolté lui-même et envoyé au Museum depuis 1937 un total de 5802 nos.

circa dimidio breviorem attenuato, media majora, sessilia (5-8 cm longa, 0,3-1 cm lata), intermodiis circiter aequilonga, basi plus minusve in auriculis minute dentatis dilatata, ceterum integra vel leviter denticulata, anguste acuta, ultima diminuta, saepe angustissima; omnia laete viridia, subtus pallidiora, pennatinervia, nervo medio supra impresso, subtus prominente, nervis secundariis 8-15 utroque latere inaequalibus, nonnullis angustissime obliquis, sparse ramosis, ceteris magis apertis, reticulo tertiario vix distincto. Capitula minima (3-5 mm longa), in corymbos laxos, irregulares, disposita, pedunculis filiformibus nudis (1-2 cm longis); involucrum campanulatum (2-4 mm longum, 1,5-2 mm media longitudine latum), bracteis ca. 8, glaberrimis; flores roseo-violacei. Achaenia minima (ca. 1 mm longa), secus costas hispidula; pappi setae numerosae, tenuiter denticulatae (2 mm longae).

Vallée de l'Ikopa au NW d'Ankazobe, *Decary* 7548 (Holotype P), mars 1930 — Tampoketsa [1] entre les vallées de l'Ikopa et de la Betsiboka à Mahatsinjo, vers 1 000 m alt., *Humbert* (avec *Perrier de la Bâthie*) 2147, août 1924 — Mont Ambohiby au SE de Tsiroanomandidy, lieux découverts en lisière de forêt, *J. Leandri* 1784 (forme angustifoliée), vers 1 600 m alt., novembre 1952.

Emilia infralignosa H. Humb. sp. nov.

E caudice lignoso hienni vel perenni caulis unicus ortus, vel caules nonnulli erecti, parce ramosi (3-5 dm alti), glabri, leviter costulati. Folia parum numerosa, remota, inferiora (sub anthesim pleraque delapsa) et media parte ad apicem acutissimum et ad petiolum sensim attenuato, laxe dentato, dentibus obliquis parum profundis, apice vix callosis, 3-4 utroque latere, vel subintegro, petiolo a parte inferiori limbi parum distincto, inferius angusto (1-2 cm longo), decurrentia limbi alato, basi paulo dilatato; folia superiora sessilia, longe oblonga vel sublinearia, basi late auriculata; omnia ut caules et rami juveniles pallide viridia, subtus pallidiora, tenera sed leviter incrassata, glabra vel primo aetate subtus vix nevix minutissime puberula, nervo medio supra impresso, subtus prominente, nervis secundariis anguste obliquis 2-4 utroque latere, inter se anastomosatis, tenuibus, supra haud distinctis, reticulo tertiario inconspicuo. Capitula parva (ca. 7 mm longa), in corymbos laxos, irregulares disposita, pedunculis filiformibus nudis (1-3 cm longis); involucrum campanulatum (5-6 mm longum, 2,5 mm media longitudine latum), bracteis ca. 8, glaberrimis; flores luteo-citrini. Achaenia parva (2 mm longa), secus costulas hispidula; pappi setae numerosae, tenuiter denticulatae (4 mm longae).

Massif du Marojejy (Nord-Est), dans le lit et sur les berges rocailleuses (roches granitoïdes) des torrents en forêt ombrophile primaire, entre 1 200 et 1 400 m alt., dans le bassin de l'Antsahaberoka, affluent de l'Androranga, *Humbert* 31 620 (avec *Saboureau*), novembre 1959

1. Ce nom indigène désigne des pénéplaines dont l'altitude s'échelonne d'environ 800 à plus de 2 000 m alt., dans le Nord-Ouest de l'île.

(Holotype P) — Antérieurement récolté par *Perrier de la Bâthie* 14 521 le long d'un chemin entre Ambalavao et le massif de l'Andringitra vers 1 200 m alt., puis par *Cours* 3 697 à l'Aloatra.

Comme d'autres espèces malgaches de ce genre, celle-ci tend à se répandre hors de ses stations naturelles dans les lieux cultivés où elle fleurit dès la première année sous un port herbacé d'espèce annuelle. Dans le mémoire XXV de la *Société Linnéenne de Normandie* (1923 : 127 et 303), j'avais cité le n° 14 521 *Perrier* sous le nom de *E. citrina* DC. var. *angustifolia* Humb. var. nov. Les nouveaux specimens recueillis depuis lors et l'observation de cet *Emilia* en plusieurs points de la Réserve naturelle du Marojejy ne permettent pas de maintenir cette subordination. Le nom spécifique *angustifolia* ne peut être maintenu car il s'applique à d'autres espèces ou variétés de ce genre.

Senecio Beguei H. Humb. spec. nov.[1]

Frutex (ca. 2 m altus) ramis erectis, tenuiter costulatis, pilis minutis crispis fulvis hirtis. Folia alterna, paulo discreta, breviter petiolata, limbo elliptico-lanceolato (ca. 4 cm longo, 2 cm lato), sublauriforme, praeter trientem inferiorem serrulato, dentibus parvis acuto-mucronulatis paulum obliquis, 8-10 utroque latere, ad apicem acutum et ad basim cuneatam fere aeque attenuato, pagina superiore tenuiter et laxe papilloso, pagina inferiore tomento fulvo crispo dense praetido, petiolo (6-8 mm longo) tomentoso; nervi pinnati, nervo medio valido subtus prominente, nervis secundariis 6-8 utroque latere, obliquis, tenuibus, reticulo tertiario inconspicuo. Capitula heterogama radiata in corymbos terminales laxos disposita, abibus tomentosis bracteis axillantibus foliaceis minutis instructis; pedunculi ultimi longitu, dinem involucrorum circiter aequantes vel ad duplum longiores. Involucri (ca. 5 mm diam.) bracteae praecipuae 12-14, lineares, acutae, tomentosae, apice papillosae, marginibus scariosis, disco breviores (3-4 mm longae). Flores lutei, ca. 20, exteriores ♀ ligula oblonga (6-7 mm longa). Achaenia haud visa.

Trouvée d'abord non fleuri en janvier 1951 sur les pitons ryolithiques d'Ambohimirahavavy au N de Mangindrano, dans le Nord du domaine du Centre, vers 2 200 m. alt., *Humbert* 25 320 *ter* (avec *Capuron*), cette espèce facile à distinguer par les caractères du feuillage a été récoltée récemment sur la Tsaratanana, vers 2 500 m alt. *Service Forestier* 19 120 SF (Holotype P) en fleurs, en juin 1957, dans le même secteur à 25 Km au NW de la première localité. C'est un arbuste de la végétation éricoïde des sommets. Elle est apparentée de près à *S. hypargyraeus* DC. Chez

1. Dédié à l'Inspecteur général Louis Bégué, chef de Service des Eaux et Forêts de Madagascar de 1950 à 1955, service auquel l'Herbier du Museum est redevable, avec la précieuse collaboration de l'Inspecteur principal René Capuron, des plus importants envois de spécimens d'arbres et arbustes de la flore autochtone (26022 n°s reçus depuis 1949). M. R. Capuron a publié à Tananarive en 1957 un important ouvrage intitulé : Essai d'Introduction à l'étude de la Flore forestière de Madagascar.

celui-ci le limbe est beaucoup plus lâchement et irrégulièrement denté, l'indument consiste en un tomentum aranéeux blanchâtre tôt caduc à la face supérieure, mince, très apprimé, parfois caduc, à la face inférieure, et l'involucre ne comporte que 8 à 10 bractées principales.

Senecio Saboureaui H. Humb. spec. nov. [1]

Suffrutex carnosus (4-6 dm altus), omnino glaber (praeter fasciculum pilorum minutorum ad axillas foliorum), ramis lignosis gracilibus erectis, costulatis, basibus foliorum delapsorum confertis, valde prominentibus, instructis. Folia parva, apice ramorum spiraliter conferta, brevissime petiolata (petiolo 1 mm longo), limbo subelliptico vel obovato (1-1,6 cm longo, 0,6-1 cm lato) marginibus anguste callosis, integerrimis; nervi inconspicui, praeter nervum medium ad basim paginae inferioris leviter prominentem. Capitula heterogama radiata, in corymbos terminales oligocephalos laxos, irregulares, apice axium primariorum gracilium, nudorum vel bracteolarum 1-4 praeditorum, disposita; axes secundarii bracteis axillantibus et bracteolis lateralibus sublinearibus instructi. Involucri bracteae praecipuae ca. 12 (8 mm longae), bracteolae externae parvae, valde inaequales. Flores lutei, numerosi, exteriores ♀ ligulati, ligulis oblongis (ca. 5 mm longis). Achaenia costulata, glabra.

Massif du Marojejy (Nord-Est) de 1700 à 2100 m alt., sur le sommet oriental, *Humbert* 22 715, décembre 1948, et sur les pentes NE des sommets occidentaux (bassin supérieur de l'Antsahaberoka, affluent de l'Androranga), *Humbert* 32 100 (avec *Saboureau*) (Holotype P), novembre 1959, dans la végétation éricoïde sur roches cristallines (gneiss).

Ce *Senecio* est à rapprocher de *S. melastomaefolius* Bak. auquel nous l'avions rattaché comme variété *microphyllus* Humb. (in Mém. Inst. Sci. Mad. Série B., VI, 1955 : 197). Les nouveaux spécimens recueillis en 1959 et un matériel devenu abondant du *S. melastomaefolius* nous ont amené à l'élever au rang d'espèce; le binôme *S. microphyllus*, s'appliquant à une espèce anciennement décrite du Chili (Phil. in Linnaea XXIX, 1857-58), ne peut être retenu pour l'espèce malgache.

Celle-ci diffère de *S. melastomaefolius* par le port bien plus grêle, les feuilles plus petites que dans toutes les formes de *S. melastomaefolius*, très brièvement mais nettement pétiolées et non sessiles, la nervation indistincte à l'exception de la base de la nervure médiane sur la face inférieure, tandis que *S. melastomaefolius* présente de 3 à 5 nervures principales très apparentes sur les deux faces, ce qui correspond à des détails anatomiques différents.

1. Dédié au Conservatur des Réserves Naturelles Paul Saboureau, qui a enrichi l'Herbier de Madagascar au Museum d'importantes collections effectuées sous son contrôle par le personnel de ce service (15051 nos reçus depuis 1949).

Senecio Capuronii H. Humb. spec. nov.[1]

Suffrutex carnosus (4-5 dm altus) omnino glaber, caule e basi ramoso, ramis inferne diffusis, altius erectis. Folia spiraliter confertissima, sessilia, integra, anguste oblanceolata sublinearia (10-15 mm longa, 1,5-2 mm lata), ad apicem subacutum mucronulatum breviter attenuata, ad basim angustissimam longius attenuata, satis crassa (1-1,5 mm crassitudine), trinervia. Capitula heterogama radiata, apice pedunculi scapiformi (10-12 cm longi) laxe bracteolati solitaria. Involucri bracteae praecipuae 12-14 (6-7 mm longae), bracteolae externae numerosae, dimidiam longitudinem bractearum aequantes. Flores lutei, numerosi, exteriores ♀ ligulati, ligulis oblongis (5 mm longis). Achaenia matura non visa.

Sommet d'Andrambovato à l'est de Fianarantsoa, *Humbert* 28 522 *bis* (avec *Capuron*) (Holotype P), janvier 1956, dans des dépressions humides des rochers siliceux découverts, à 1130 m alt. (en très petit nombre d'exemplaires).

Cette espèce appartient au groupe des *Kleinoidei* de *de Candolle* (Prodr. VI) et de *Harvey* (Fl. Trop. Afr.). Elle est voisine de *S. quartziticolus* Humb. (in *Not. Syst.* Paris X-3, 1942 : 107), dont le port dressé est tout différent, dont les feuilles étroitement elliptiques-lancéolées sont à peu près 2 fois plus larges et présentent des détails anatomiques différents, et dont les ligules des fleurs ♀ sont 2 fois plus longues. En outre, l'habitat et la répartition géographique de *S. quartziticolus* sont fort différents : c'est une espèce propre aux crêtes de quartzites du Vakinankaratra et de l'W du Betsileo, entre 1700 et 2250 m alt.

1. Voir note 1, p. 89.

CAPURODENDRON [1]
GENRE NOUVEAU DE SAPOTACÉES DE MADAGASCAR

par A. Aubréville

Un certain nombre d'espèces de Sapotacées de Madagascar ont été décrites comme *Sideroxylon* par Engler (1890), Baker (1890), Scott-Elliot (1891), Jumelle et Perrier (1907), Lecomte (1919). Ce ne sont pas toutes des *Sideroxylon* L. Des espèces de *Sideroxylon* vrai existent à Madagascar, caractérisées essentiellement, comme l'espèce type du genre de Linné *S. inerme*, par une *graine à cicatrice très exactement basale et circulaire, et à embryon horizontal.* Ces caractères sont ceux du genre *Calvaria* sensu Dubard, qui n'est pas autre donc que le *Sideroxylon* L.

Les espèces de faux *Sideroxylon* auxquelles nous faisons allusion ont des *graines à cicatrice latérale basi-ventrale ou ventrale, et sans endosperme.* Elles sont au nombre d'une vingtaine à Madagascar. R. Capuron, sans les décrire, ni publier de combinaisons nouvelles, les rapporte dans son « Essai d'introduction à l'étude de la Flore forestière de Madagascar », étude ronéotypée à Tananarive (mars 1957), au genre *Pouteria*. Il établit très nettement la distinction entre les *Sideroxylon* vrais et les autres qu'il attribue au genre *Pouteria* Aublet de l'Amérique du Sud de la façon suivante dans sa clé générique :

Staminodes bien développés.

Graines très dures, à cicatrice basale, circulaire; embryon horizontal, albuminé; staminodes pétaloïdes souvent fortement appliqués l'un contre l'autre et cachant l'ovaire; style conique, relativement court .... *Sideroxylon.*

1. **Capurodendron** Aubr. gen. nov.
Arbores vel frutices. Folia interdum etipulata. Stipulae caducae. Flores generaliter pentameri, fasciculati, axillares. Sepala 5 (rare 6-8), libera. Corolla 5-loba (rare 6-8) lobis distincte liberie. Stamina 5 (6-8), epipetala, lobos aequantia; filamanta brevia, corollae fauce nata; antherae extrorsae. Staminodia 5-6-8, petaloidea, margine saepe villosa, saepe compressa. Ovarium 5-loculare, in quoque loculo uniovulatmu, saepe cucullo staminodiali conico coronatum. Stylus filiformis. Fructus uniseminatus. Semen ellipsoideum vel fusiforme, hilo elliptico vol oblongo fusiformi, ventrali vel basi ventrali notatum. Endosperma = O.
Type : *Capurodendron rubrocostatum* (Jum. et Perr.) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon rubrocostatum* Jum. et Perr. Ann. Mus. Col. Marseille. sér. II, V : 370 (1907).

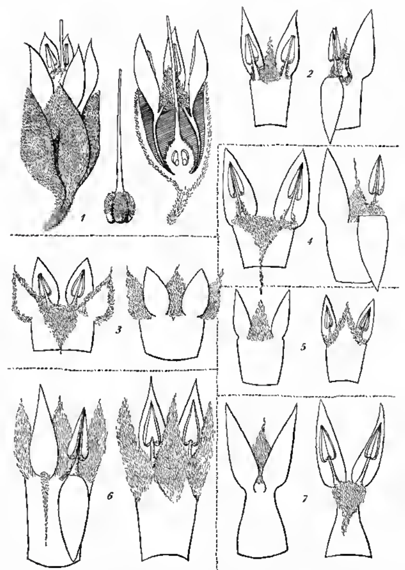


Fig. 1. — Fleurs de *Capurodendron* × 4 : **1**, *C. nodosum* (R. Cap. mss.), fleur et coupe. — Fragments de corolle, faces externe et interne : **2**, *C. nodosum* (R. Cap. mss.) ; **3**, *C. apollonioides* (R. Cap. mss.); **4**, *C. pseudoterminalia* (R. Cap. mss.); **5**, *C. sakalava* (R. Cap. mss.); **6**, *C. delphinensis* (R. Cap. mss.); **7**, *C. rufescens* (R. Cap. mss.).

Graines à téguments peu durs, à cicatrice latérale, occupant parfois toute la longueur de la face ventrale de la graine; graine non comprimée latéralement; embryon vertical, non albuminé. *Pouteria.*

R. Capuron attribuait ces espèces de faux *Sideroxylon* au genre *Pouteria* Aublet très élargi au sens que lui donne Baehni. En réalité ce ne sont pas des *Pouteria*. Les fleurs sont différentes. Les Pouteria vrais ont des *fleurs tétramères*, des *staminodes subulés*, des étamines à filets relativement longs *soudés à mi-hauteur du tube ou un peu plus bas.* Les fleurs des faux *Sideroxylon* malgaches sont *pentamères*, les *staminodes sont pétaloïdes, souvent appliqués les uns contre les autres et cachant alors l'ovaire comme c'est aussi souvent le cas chez les Sideroxylon*, les étamines à filets courts sont *insérées au même niveau que les staminodes, à la hauteur de la soudure des lobes de la corolle.*

Les *Pouteria* ont des fruits ordinairement à plusieurs graines; les faux *Sideroxylon* malgaches ont des fruits toujours monospermes.

Ce qui a permis le rapprochement avec le genre *Sideroxylon* chez les auteurs cités ci-dessus, c'est évidemment l'organisation florale qui rappelle bien celle d'un *Sideroxylon*, avec ses staminodes pétaloïdes souvent appliqués fortement l'un contre l'autre, à tel point qu'on les sépare quelquefois difficilement, et aussi par les étamines insérées au même niveau que ces staminodes. Mais les graines sont, comme R. Capuron l'a indiqué, si différentes que la séparation générique est justifiée. La corolle du genre africain *Synsepalum* ressemble beaucoup à celle de ces deux genres, mais les staminodes sont nettement séparés, les sépales sont soudés sur plus de la moitié de leur longueur, et les graines ont une cicatrice qui couvre toute leur surface à l'exception d'une étroite bande vernissée dorsale. Les *Xantolis* indo-malais ont des fruits drupacés, et des graines à endosperme.

Aucun rapprochement avec un autre genre ne pouvant être fait, il était nécessaire de décrire un nouveau genre. Nous le nommons *Capuro-dendron* en l'honneur de R. Capuron qui a établi la séparation avec *Sideroxylon* et qui a découvert de nombreuses espèces à Madagascar. Ces espèces ne sont pas encore décrites, plusieurs étant nommées dans l'herbier et rapportées au genre *Pouteria*. Nous citerons les noms de ces espèces, qui seront provisoirement des *nomina nuda* laissant à leur découvreur R. Capuron le soin de les décrire valablement dans la « Flore de Madagascar ».

Le genre *Capurodendron* paraît endémique à Madagascar. *Il est remarquablement homogène par l'organisation florale* qui rappelle donc celle des *Sideroxylon*. Deux différences cependant entre les deux genres. Comme chez la plupart des fleurs de Sapotacées les lobes de la corolle des *Sideroxylon* se rejoignent sur la ligne de soudure, à la naissance de la gorge. Chez les *Capurodendron* ces *lobes sont nettement séparés les uns des autres*, et paraissent parfois insérés sur le bord du tube comme des pièces florales qui seraient indépendantes. Entre eux les staminodes se voient de l'extérieur très visiblement. Les styles sont filiformes chez *Capurodendron*, plus courts chez *Sideroxylon*.

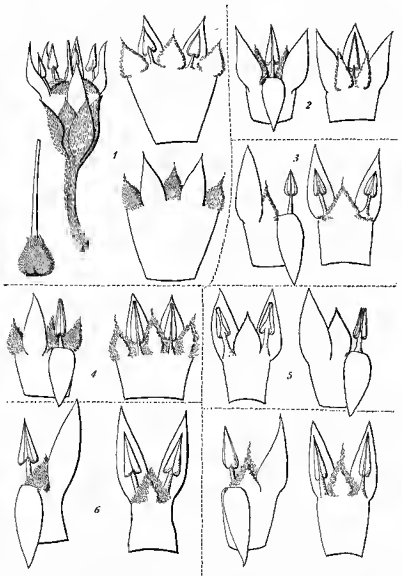


Fig. 2. — Fleurs de *Capurodendron* × 6 : **1**, *C. androyensis* (R. Cap. mss.) (fleur entière × 4); **2**, *C. madagascariensis* (H. Lec.) Aubr.; **3**, *C. gracilifolia* (R. Cap. mss.); **4**, *C.* aff. *tampinense* (H. Lec.) Aubr.; **5**, *C. microlobum* (Baker) Aubr.; **6**, *C. terminatioides* (R. Cap. mss.); **7**, *C. ankaranensis* (R. Cap. mss.).

Cette homogénéité de la structure florale ne connaît qu'une exception, celle du *C. Perrieri* (H. Lec.) Aubr. Alors que les fleurs de *Capudendron* sont pentamères et que leur ovaire est à 5 loges, les fleurs attribuées au *C. Perrieri* sont hétéromorphes. Les fleurs de l'holotype sont aussi pentamères, l'ovaire étant toutefois 4-loculaire. Mais sur d'autres spécimens qui semblent bien devoir être rapportés à cette espèce, il y a des fleurs à 6-8 sépales, 6-8 lobes de la corolle, 6-8 étamines, 6-8 staminodes et des ovaires à 8 loges. Les graines comme nous l'indiquons plus loin sont également assez extraordinaires dans le genre. Peut-être y aura-t-il lieu lorsque l'espèce sera mieux connue de la distraire du genre *Capurodendron* auquel nous l'attribuons provisoirement.

En revanche les graines des *Capurodendron* ont des formes et des cicatrices très variables, à tel point que l'on peut être tenté d'établir des séparations génériques ou sous-génériques. Mais la difficulté de préciser des lignes séparatives et l'homogénéité des caractères floraux nous conduisent à ne considérer qu'un genre unique.

Les graines sont épaisses, non comprimées; parfois ellipsoïdes, courtes, à la forme arrondie, avec une cicatrice latérale elliptique ne couvrant que la moitié inférieure de la face ventrale; parfois aussi plus grandes, avec une cicatrice latérale très large; parfois enfin fusiformes, très grandes, avec une cicatrice latérale très allongée. Un cas extraordinaire est celui du *C. Perrieri* (H. Lec.) Aubr. dont la cicatrice basiventrale est à surface vernissée, alors que le reste de la graine ordinairement vernissé est mat, c'est-à-dire que l'apparence de la graine est exactement inverse de ce que l'on voit et qui est si typique chez les graines de Sapotacées. La fleur de ce *C. Perrieri* est cependant bien du type du genre. Le fruit du *C. costata* est remarquablement ailé. C'est le second cas, à ma connaissance, d'un fruit ailé chez les Sapotacées; l'autre étant celui du *Paramicropholis acutangula* (Duke) Aubr. et Pellegr. espèce américaine.

Les feuilles ont des types de nervation variés.

Les espèces nommées à ce jour dans l'Herbier de Paris et dont j'ai vérifié l'appartenance au nouveau genre sont les suivantes :

Capurodendron costatum (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria costata* R. Cap. mss. Calcaires de l'Antsingy.

C. microlobum (Baker) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon microlobum* Baker Journ. Linn. Soc. XXV : 333 (1890). Dunes.

C. sakalava (R. Cap. mss.) Aubr. = '*Pouteria sakalava* R. Cap. mss Calcaires de l'Antsingy.

C. lampinense (H. Lecomte) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon lampinense* H. Lec. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris XXVIII : 87 (1922).

C. ankaranensis (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria ankaranensis* R. Cap. mss. Arbre. Plateaux calcaires de l'Ankarana.

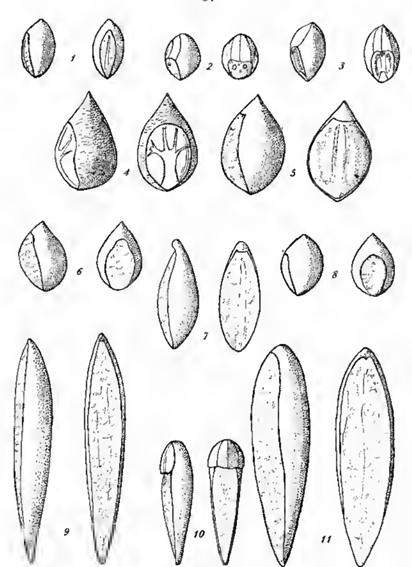


Fig. 3. — Graines de *Capurodendron* (grandeur naturelle) : **1,** *C. rubrocostatum* (Jum et Perrier) Aubr. ; **2,** *C. microphyllum* (S. Elliot) Aubr. ; **3,** *C. androyensis* (R. Cap. mss.); **4,** *C. Perrieri* (H. Lec.) Aubr.; **5,** *C. Bakeri* (S. Elliot) Aubr.; **6,** *C. Greveanum* (H. Bail. mss.); **7,** *C. sakalava* (R. Cap. mss.); **8,** *C. microlobum* (Baker) Aubr. ; **9,** *C. antongiliensis* (R. Cap. mss.); **10,** *C. aff. tampinense* (H. Lec. mss.); **11,** *C. apollonioides* (R. Cap. mss.).

C. antongiliensis (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouleria antongiliensis* R. Cap. mss. Arbre. Région de la baie d'Antongil.

C. apollonioides (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria apollonioides* R. Cap. mss. Région de la baie d'Antongil.

C. Bakeri (S. Elliot) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon Bakeri* S. Elliot Journ. Linn. Soc. XXIX : 31 (1891). Holotype de Fort Dauphin. Petit arbre.

C. delphinensis (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria delphinensis* R. Cap. mss. Grand arbre. Forêt sublittorale sur sable. Fort Dauphin.

C. gracilifolia (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria gracilifolia* R. Cap. mss. Arbre.

C. Greveanum (H. Baill. mss.) Aubr. = *Sideroxylon Greveanum* H. Baill. mss. Arbre. Bois sur sols calcaires.

C. madagascariense (H. Lec.) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon madagascariense* H. Lec. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris XXV : 274 (1919). Holotype du Boïna. Arbre.

C. nodosum (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria nodosum* R. Cap. mss. Arbre.

C. Perrieri (H. Lec.) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon Perrieri* H. Lec. l. c. : 270 (1919). Arbuste ou petit arbre des bois sur le sol sablonneux. Holotype de l'Ambongo. Bois sur sols sablonneux.

C. pseudoterminalia (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria pseudoterminalia* R. Cap. mss. Arbre.

C. rubrocostatum (Jum. et Perrier) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon rubrocostatum* Jum. et Perrier Ann. Mus. Col. Marseille sér. II, V : 370 (1907). Holotype du Boïna. Arbre.

C. rufescens (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria rufescens* R. Cap. mss. Arbuste ou petit arbre.

C. androyensis (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria androyensis* R. Cap. mss.

C. mandrarensis (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria mandrarensis* R. Cap. mss. Arbuste ou petit arbre.

C. microphyllum (S. Elliot) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon microphyllum* S. Elliot Journ. Linn. Soc. XXIX : 31 (1891). Holotype de la vallée de la Mandrare.

C. Pervillei (Engl.) Aubr. comb. nov. = *Sideroxylon Pervillei* Engl. Bot. Jahr. XII : 518 (1890).

C. terminalioides (R. Cap. mss.) Aubr. = *Pouteria terminalioides* R. Cap. mss. Arbre.

LE GENRE *SCLERIA* (CYPÉRACÉES) EN INDOCHINE

par J. H. Kern
(Rijksherbarium, Leyde)

L'année passée j'ai entrepris la révision des espèces malaisiennes de *Scleria*, travail très difficile en l'absence de monographie du genre. Les résultats de mes études ont été publiés dans *Blumea* **11** : 140-218 (1961).

La répartition géographique des Cypéracées de Malaisie ne peut être déterminée avec quelque certitude sans entreprendre l'étude des espèces trouvées dans les régions environnantes, plus particulièrement de celles de la Péninsule indochinoise et de l'Australie tropicale.

On trouvera ici l'énumération des espèces de *Scleria* trouvées en Indochine, basée principalement sur les riches collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Pour la Thailande j'ai donné un aperçu des Cypéracées dans *Reinwardtia* **6** : 25-83 (1961) et pour cette raison je l'ai exclue de la liste ci-dessous.

L'aire de répartition de la plupart des espèces asiatiques de *Scleria* est à peu près semblable; elle s'étend depuis Ceylan et l'Inde jusqu'à la Malaisie, ou même l'Océanie, ou l'Australie. Il n'y a qu'une seule espèce pantropicale, à savoir *Scleria lithosperma*. Il est cependant remarquable que certaines espèces communes à la Malaisie et à l'Indochine, telles que *Scleria benthamii*, *S. psilorrhiza*, *S. junghuhniana* et *S. carphiformis*, ne soient connues que de quelques localités très éparses. *Scleria neesii* ne pénètre que très peu dans la Péninsule malaise. Il en est de même de *Scleria thwaitesiana* Boeck. et *S. reticulata* (Holtt.) Kern, qui, jusqu'à présent, n'ont pas été trouvés dans la Péninsule indochinoise hors de la Thailande.

Scleria kerrii, *S. tonkinensis* et *S. exigua* sont problablement des endémiques de la Péninsule indochinoise. D'autre part plusieurs espèces répandues dans la Malaisie orientale n'ont pas atteint le continent asiatique. C'est surtout le cas pour les espèces annuelles d'Australie qui ont pu se répandre dans la Nouvelle Guinée et les Moluques ou même jusqu'aux Philippines (*S. novae-hollandiae* Boeck., *S. tricuspidata* S. T. Blake, *S. laxa* R. Br., *S. brownii* Kunth). *Scleria molleyi* C. B. Clarke et quelques espèces voisines sont endémiques en Malaisie. *Scleria scrobiculata* Nees a une répartition plus étendue; assez commun dans la Malaisie orientale, elle devient de plus en plus rare vers l'ouest et n'atteint guère le continent.

L'énumération ci-après diffère considérablement de celle de

M. E.-G. Camus dans la Flore Générale de l'Indo-Chine. Quelques espèces sont nouvelles pour l'Indochine, d'autres taxa ont changé de rang, d'autres encore ont été réduits en synonymie. La nomenclature confuse et la circonscription de nombreuses espèces de *Scleria* ont été éclaircies par les recherches de E. L. Core, E. Nelmes et S. T. Blake. Il en résulte plusieurs changements pour les espèces indochinoises.

Je tiens à remercier spécialement M. A. Aubréville, Directeur du Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, qui m'a permis d'étudier les collections de cette institution.

1. **Scleria levis** Retz., Obs. **4** : 13 (1786); S. T. Blake, Journ. Arn. Arb. **35** : 226 (1954); Kern, Reinw. **6** : 72 (1961); Blumea **11** : 164, f. 3h (1961). = *S. zeylanica* Poir., Enc. Méth. **7** : 3 (1806). = *S. hebecarpa* Nees in Wight, Contr. Bot. Ind. : **117** (1834); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indochine **7** : 166 (1912). = *S. japonica* Steud., Syn. **2** : 169 (1855); E. G. Camus, l. c. : 168. = *S. pubescens* Steud., l. c. : 168; E. G. Camus, l. c. : 167.

Comme cela a été démontré par S. T. Blake, l'espèce généralement nommée *Scleria hebecarpa* Nees doit porter le nom de *S. levis* Retz. Ce dernier nom a été appliqué à tort à une espèce nettement distincte, tandis que, à l'instar de Clarke, le nom *S. zeylanica* a été appliqué par erreur à l'espèce dont le nom correct est *S. rugosa*. Il est hors de doute que l'excellent spécimen type de *S. zeylanica* dans l'herbier de Lamarck (P) est conspécifique avec celui de *S. levis* (LD).

Comme il a été déjà indiqué dans la Flore Générale, *S. pubescens* Steud. ne diffère du *S. levis* typique que par sa pubescence, caractère sans valeur taxonomique.

2. **Scleria benthamii** C. B. Clarke, Kew Bull., add. ser. 8 : 58 (1908); Kern, Reinw. **6** : 78 (1961); Blumea **11** : 166, f. 3i. (1961) = *S. khasiana* C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Br. Ind. **6** : 692 (1894), non Boeck. (1890).

Espèce voisine de *Scleria levis* Retz., dont elle diffère surtout par ses fruits non apiculés et le disque hypogyne épais en forme de tricorne à cause des lobes dressés et mucronulés.

Elle est évidemment très rare et connue seulement de quelques localités très éparses (Khasia, Indochine, Luzon, Australie tropique).

Tonkin : Route de Laokay à Chapa, prov. de Laokay, savanes herbeuses, vers 1000 m : Pételot 8548 (herb. M. Raymond).

3. **Scleria oblata** S. T. Blake, Blumea **11** : 219 (1961); Kern, Reinw. **6** : 73 (1961); Blumea **11** : 169, f. 3j (1961). = *S. levis* (non Retz.) E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 169 (1912).

S. T. Blake a montré que le nom *Scleria levis* Retz. a été appliqué à tort à une espèce bien distincte, qu'il a nommée *S. oblata*, parce qu'aucune épithète légitime plus ancienne n'est disponible. *Scleria levis* est le nom correct de l'espèce généralement nommé *S. hebecarpa* Nees.

4. **Scleria terrestris** (L.) Fass., Rhodora **26** : 159 (1924); Kern, Reinw. **6** : 72 (1961); Blumea **11** : 170, f. 5a-c (1961). = *S. elata* Thwaites En. Pl. Zeyl. 353 : (1864); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7**: 167 (1912).

Le nom *Zizania terrestris* L., Spec. : 991, Pl. 2 (1753), basé sur Katu-Tsjolam Rheede, Hort. Mal. **12** : 113, t. 60 (1703), paraît être le premier nom valablement publié de cette espèce très variable.

5. **Scleria ciliaris** Nees in Wight, Contr. Bot. Ind. : 117 (1834); S. T. Blake, Journ. Arn. Arb. **35** : 227 (1954); Kern, Reinw. **6** : 73 (1961); Blumea **11** : 174, f. 5d (1961). = *S. chinensis* Kunth, En. **2** : 357 (1837); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 167 (1912). = *S. bancana* Miq., Fl. Ind. Bat., Suppl. : 262, 602 (1861); E. G. Camus l. c. : 168.

Je suis d'accord avec Blake, l. c., sur le fait que *Scleria ciliaris* et *S. bancana* ne peuvent être séparés spécifiquement, puisqu'il n'y a aucune différence essentielle dans les épillets, les fruits, le disque hypogyne, etc. Espèce voisine de *Scleria terrestris* (L.) Fass. et de même très variable; elle se reconnaît notamment à l'appendice de la contreligule, scarieux et très allongé.

Scleria chinensis Kunth n'est qu'un nom superflu pour *S. ciliaris* Nees.

6. **Scleria harlandii** Hance, Ann. Sc. Nat., Sér. 5, **5** : 248 (1866); Journ. Linn. Soc., Bot. **13** : 133 (1873); C. B. Clarke, Journ. Linn. Soc., Bot. **36** : 264 (1903). Typus : Hongkong, Hance 1055 (BM, holotypus; K, P). = *S. purpurascens* (non Steud.) Benth., Fl. Hongk. : 400 (1861). = *S. elata* (non Thwaites) E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 167, p. p (1912). — Fig. 1, 1-3.

Cette espèce, tombée dans l'oubli à cause de confusion avec *S. purpurascens* Steud., *S. sumatrensis* Retz. et *S. terrestris* (L.) Fass. (= *S. elata* Thwaites), est néanmoins bien reconnaissable. Ses tiges ne sont pas triquètres, mais obtusément trigones, même arrondies dans la partie inférieure, très lisses, comme polies, caractères non observés dans les autres espèces asiatiques de *Scleria*. Les gaines des feuilles sont de même très lisses, d'un pourpre foncé au-dessus des noeuds et dépourvues d'ailes, les supérieures souvent imbriquées. La contreligule (l'appendice de la gaine opposé au limbe) est très courte, arrondie, non scarieuse et densément ciliée de poils courts et très raides. L'inflorescence étroite est composée de quelques panicules partielles très courtes, pyramidales, portant des épillets d'un pourpre foncé. Le fruit est obtusément trigone, parfaitement lisse, brillant, blanc, et le disque hypogyne profondément trilobé, à lobes largement lancéolés ou triangulaires, obtus, denticulés.

L'ensemble de ces caractères sépare bien l'espèce du *Scleria terrestris*, dont elle est pourtant voisine. Les affinités avec *S. purpurascens* et

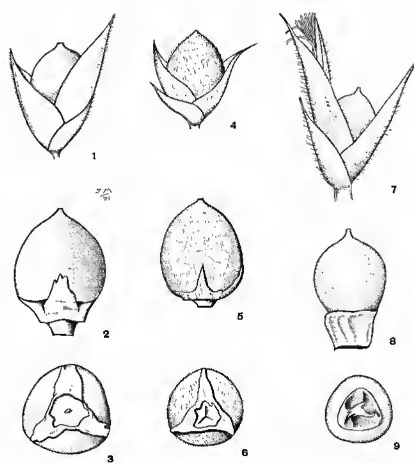


Fig. 1. — *Scleria harlandii* Hance : **1**, épillet fructifère × 7; **2**, fruit × 10; **3**, id., face inférieure × 10. — *Scleria kerrii* Turrill. : **4**, épillet fructifère × 7; **5**, fruit × 10; **6**, id., face inférieure × 10. — *Scleria tonkinensis* C. B. Clarke : **7**, épillet fructifère × 7; **8**, fruit × 10; **9**, id., face inférieure.

S. sumatrensis, dans lesquelles les feuilles sont verticillées par 3 à 5, sont beaucoup moins grandes.

J'ai examiné les spécimens suivants :

Hongkong : Hance 1055 (BM, K, P) — Furet 274 (P) — Mt Victoria : Lamont 875 (BM, L).

Hainan : Nodoa, forêt ; McClure CCC 9236 (BM).

Tonkin : Thu Phap, dans les bois : Balansa 2797 (P) — Prov. de Phu Tho, Phu Ho : Pételot 1703 (P), 5308 (P) — Prov. de Pu Tho, réserve forestière de Chân-Mông : Fleury, herb. Chevalier 32 173 (P).

Annam : Than-hoa : Bon 5093 (P) — Confin sud de la province de

Quang Nam, entre les villages moï de « Gŏ Oi et Mŏ O », forêt, sol granitique, 1000- 1200m : Poilane 31 689 (P) — Prov. du Haut Donaï, Kil. 119 de la route 20, Blao, terre rouge couverte de brousse, 900 m : Poilane 20 951 (P).

Cambodge : Mont de l'Eléphant, grande herbe de forêt, atteint 3 m de haut, sol argileux tourbeux, 1000 m ; sur la montagne où les chevaux ne trouvent rien à pâturer, ils recherchent cette plante avec avidité ; peut-être elle pourrait être utilisée comme fourrage : Poilane P 253 (P).

7. **Scleria kerrii** Turrill, Kew Bull. : 384 (1910) ; ibid. : 426 (1912) ; E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 165 (1912) ; Kern, Reinw. **6** : 73 (1961). — Fig. I, 4-6.

Dans la Flore Générale cette espèce n'est indiquée que provenant de la localité type : Siam, Xieng-mai, Doi Sootep : Kerr 1239.

Je l'ai vue aussi en provenance des localités suivantes :

Annam : Prov. du Haut Donaï, canton de Laouan, délégation de Djipinh, sous les pins, 1000 m : Poilane 22 648 (P) — Entre Langanh et Laouan, sur sol acide, 1000 m : Poilane 30 431 (MTJB).

8. **Scleria psilorrhiza** C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Br. Ind. **6** : 691 (1894) ; E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 164 (1912) ; Kern, Reinw. **6** : 74 (1961) ; Blumea **11** : 176, f. 5e (1961). = *S. alta* (non Boeck.) E. G. Camus, l. c. : 166.

Scleria psilorrhiza est mentionné dans la Flore Générale sous l'autorité de Clarke, qui y rapporta avec quelque doute un jeune spécimen du Cambodge, Mont de Pursat, juin 1875 : Godefroy-Lebeuf 406 (K). L'Excellent spécimen de cette collection, cité par Camus sous le nom de *Scleria alta* Boeck. (P), appartient de fait à *S. psilorrhiza*. L'aire de répartition de cette espèce couvre l'Inde, la Thailande, la Malaisie et l'Australie du Nord, mais elle est partout très rare.

Le véritable *Scleria alta* du Bengale oriental, très différent de *S. psilorrhiza*, est surtout caractérisé par son disque hypogyne cyathiforme, obpyramidal ; jusqu'à présent il n'a pas été récolté en Indochine.

9. **Scleria junghuhniana** Boeck., Linnaea **38** : (1874) 499 ; Kern, Blumea **11** : 177, f. 5f (1961).

La répartition de cette espèce, qui est nouvelle pour l'Indochine, est à peu près inconnue. Le spécimen, récolté par Junghuhn dans la partie centrale de Java, près d'Awu-awu, environ 1840 et sur lequel la description détaillée de Boeckeler a été fondée, n'est plus présent dans l'herbier de Berlin. L'espèce a été retrouvée par Van Steenis en 1935 le long d'un fossé dans la sylviculture Indramaju (Java occidentale) et je l'ai vue en outre de Luzon et des localités indochinoises citées ci-dessous.

Scleria junghuhniana est bien distinct des autres espèces asiatiques de la section *Scleria* par sa tige robuste, spongieuse à la base, ses feuilles larges (7-13 mm) à gaines non ailées, son inflorescence ample, mais très lâche, à rameaux extrêmes spiciformes, les fascicules d'épillets

distants de 1 à 2 cm, le disque hypogyne non lobé, triangulaire, bordé d'une enflure basse du péricarpe, et par les gros fruits ovoïdes, mutiques, très lisses et brillants, longs de 3 1/2 mm, larges de 2 2/3 mm, qui, à longue distance, donnent à la plante l'aspect d'un *Coix* en fruits.

Cambodge : Forêt de Pnom-penh : d'Alleizette s. n. (L).

Cochinchine : Prov. de Bienhoa, km 65 de la route coloniale nº 20; plante de 1 m, dans marécage, avec riz sauvage, terre noire basaltique : Poilane 21 326 (MTJB).

10. **Scleria poaeformis** Retz., Obs. **4** : 13 (1786); Fischer, Kew Bull. : 265 (1931); Kern, Reinw. **6** : 74 (1961); Blumea **11** : 178, f. 5 g (1961). = *S. oryzoides* Presl, Rel. Haenk. **1** : 201 (1828); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 164 (1912).

Après avoir examiné l'excellent échantillon type de *Scleria poaeformis* Retz. (India orientalis, leg. Koenig, LD), je suis d'accord avec Fischer sur ce que le nom correct de l'espèce généralement nommée *Scleria oryzoides* Presl, est celui de Retzius, qui date de 1786.

11. **Scleria sumatrensis** Retz., Obs. **5** : 19, t. 2 (1789); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 170, f. 21, 9 (1912); Kern, Reinw. **6** : 75 (1961); Blumea **11** : 182, f. 5 h (1961).

12. **Scleria scrobiculata** Nees et Mey. ex Nees in Wight, Contr. Bot. Ind. : 117 (1834); Kern, Reinw. **6** : 74 (1961); Blumea **11** : 184, f. 6b (1961).

A l'exception du *Scleria sumatrensis* Retz., qui se reconnaît aisément à son disque hypogyne cyathiforme cachant au moins les 1/2-3/4 inférieurs du fruit, les espèces de *Scleria* à feuilles verticillées sont très difficiles à distinguer. Tandis que *S. purpurascens* Steud. est très répandu en Indochine, je n'ai vu *S. scrobiculata* que de quelques localités en Thailande (voir Kern, Reinw. **6** : 74. 1961.) et d'une seule en Cochinchine. En Malaisie *S. scrobiculata* est très rare dans la partie occidentale, mais assez commun dans la partie orientale.

Il se distingue de *S. purpurascens* par ses feuilles glabres, les épillets fructifères arrondis à la base et le fruit scrobiculé.

Cochinchine : Environs de Bien Hoa : d'Alleizette s. n. (L).

13. **Scleria purpurascens** Steud., Syn. **2** : 169 (1855); Kern, Reinw. **6** : 75 (1961); Blumea **11** : 187, f. 6 f (1961). = *S. multifoliata* Boeck., Linnaea **38** : 510 (1874); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 169 (1912).

A l'instar de Clarke le nom *Scleria purpurascens* Steud. est cité dans la Flore Générale comme un synonyme de *S. sumatrensis* Retz. Il est cependant hors de doute que le type dans l'herbier de Steudel (P) représente la même espèce que le type de *S. multifoliata* Boeck. Le nom de Steudel est antérieur à celui de Boeckeler.

14. **Scleria corymbosa** Roxb., Fl. Ind., ed. 2, **3** : 574 (1832); C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Br. Ind. **6** : 686 (1894); Ill. Cyp. t. 124, f. 1-3 (1909); Kern, Reinw. **6** : 75 (1961); Blumea **11** : 189, f. 6g (1961). = *S. ridleyi* C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Br. Ind. **6** : 686 (1894); Ill. Cyp. t. 124, f. 4 (1909); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 160 (1912).

Dans l'échantillon type de *Scleria ridleyi* (K; dupl. in SING), je ne trouve aucune différence essentielle avec le type de *S. corymbosa* (BM). D'après Clarke *S. ridleyi* serait caractérisé par son port moins robuste et ses fruits plus pointus. Les nombreux spécimens de *S. corymbosa* que j'ai examinés montrent que la vigueur de l'espèce est très variable et qu'il n'y a aucune différence entre les fruits de *S. corymbosa* et ceux de *S. ridleyi*. Pour cette raison les spécimens de *S. ridleyi* du Tonkin doivent être rapportés à *S. corymbosa*.

15. **Scleria lithosperma** (L.) Sw., Prodr. : 18 (1788); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 161 (1912); Kern, Reinw. **6** : 77 (1961); Blumea **11** : 191, f. 6h (1961).

16. **Scleria carphiformis** Ridl., Journ. Fed. Mal. St. Mus. **6** : 194 (1915); Kern, Blumea **11** : 193, f. 6j (1961). = *S. neesii* Kunth var. *borneenssi* Clarke ex Ridl., Mat. Fl. Mal. Pen. (Monoc.) **3** : 115 (1907). = *S. neesii* Kunth var. *hirsutissima* E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 164 (1912).

C'est à bon droit que le taxon originellement décrit comme une variété de *Scleria neesii* Kunth a été élevé au rang d'espèce par Ridley. *Scleri carphiformis* est nettement distinct de *S. neesii* par des caractères importants et très constants. Les tiges sont plus élevées (jusqu'à 40 cm) et les feuilles plus larges (3-5 mm); l'inflorescence est composée de deux (parfois trois) panicules denses capituliformes, l'une terminale, l'autre (ou les autres) latérales (dans *S. neesii* il n'y a toujours qu'un seul capitule terminal); les épillets sont un peu plus grands, longs de 8-9 mm (6-8 mm dans *S. neesii*), les glumes des épillets femelles aigues (non mucronulées comme dans *S. neesii*) et plus nombreuses (5-6), et tandis que le disque hypogyne de *S. neesii* est rudimentaire, stipitiforme, celui de *S. carphiformis* est bien développé et patelliforme.

Jusqu'à présent la station de Cochinchine (Thorel 566, P) est la seule hors de la région malaisienne.

17. **Scleria neesii** Kunth, En. **2** : 358 (1837); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 164, f. 21, 6 (1912), excl. var. *hirsutissima* Camus; Kern, Reinw. **6** : 76 (1961); Blumea **11** : 194, f. 7a (1961).

Bien que n'étant mentionnée dans la Flore Générale que de Cochinchine, cette espèce rare paraît être répartie dans toute la Péninsule indochinoise.

Tonkin : Pagode de Soc Son, prov. de Phui Yen, endroits humides : Pételot 5582 (P).

Laos : Banthat à 12 kil. de Savannakhet : Poilane 16 346 (P).

Annam : Environs de Hué : d'Alleizette s. n. (L); environs de Nhatrang : d'Alleizette s. n. (L).

Cochinchine : Sans indication de localité précise : Pierre s. n. (K, BM). — Thorel 566 p. p. (P). — Région de Bien Hoa : d'Alleizette s. n. (L). — Phu-quoc : Godefroy 895 (P). — Phu-quoc, in locis inundatis : Pierre s. n. (P).— Marais de Ongiem : Bois 2197 (P).

18. **Scleria tonkinensis** C. B. Clarke, Kew Bull., add. ser. 8 : 57 (1908); Kern, Reinw. **6** : 77 (1961). Typus : Tonkin, Balansa 2800 (K, P); Cochinchine, Germain 21 (P). = *S. radula* (non Hance) E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 165 (1912), quoad specim. cit. — Fig. I, 7-9.

Plante vivace, à rhizome assez épais, brièvement rampant, couvert d'écailles striées d'un rouge brun. Tiges dressées, assez grêles, triquètres, plus ou moins pubescentes, nues dans le 1/3-1/2 supérieur, hautes de (25-)30-60(-90) cm, 1,5-2 mm diam. Feuilles rigides, brièvement acuminées, subobtuses, à bords scabriuscules, densément pubescentes jusqu'à subglabres, larges de 5 à 15 mm; gaines lâches, étroitement triailées, parfois pourpres à la base; contreligule très courte, subtronquée, scarieuse, pubescente ou glabre. Inflorescence : une seule panicule terminale (rarement avec une seconde panicule latérale plus petite), contractée, dense, ovoïde ou oblongue, longue de 2 à 6 cm, large de 1,5 à 3 cm, à branches courtes, rigides, pubescentes; bractée inférieure foliacée, étalée, un peu plus longue ou un peu plus courte que l'inflorescence, les supérieures plus étroites, souvent sétacées. Epillets hermaphrodites (rarement quelques-uns femelles) et mâles, subsessiles, longs de 8-9 mm, les mâles lancéolés, les fructifères ovoïdes-lancéolés, la partie mâle 1-pluriflore, parfois stérile. Glumes ovales-lancéolées, acuminées-mucronulées, couvertes de poils blancs. Etamines 3; anthères linéaires, longues de 3 à 4 mm, à crête courte, rougeâtre, scabriuscule. Disque hypogyne épais, large, réfléchi, haut de 2/3 à 1 mm, non lobé, trigone, souvent subhexagone à cause d'une côte longitudinale sur chaque face, fauve. Fruit largement ellipsoïde, à peine trigone, tronqué à la base, lisse, glabre, blanc, brillant, long de 2,5-2,2/3 mm, large de 2,1/3 mm, à bec court cylindrique.

Par son port, sa pubescence et ses grands épillets cette espèce ressemble à *Scleria neesii* Kunth. et *S. carphiformis* Ridl., mais elle occupe cependant une position spéciale parmi les espèces asiatiques du genre par ses gros fruits complètement lisses, la présence d'épillets hermaphrodites et la forme particulière du disque hypogyne.

Tous les spécimens cités par Camus sous le nom de *Scleria radula* Hance appartiennent à *S. tonkinensis*. Quant au véritable *S. radula*, avec qui *S. tonkinensis* n'a aucun rapport, il m'a paru impossible de le séparer spécifiquement de *S. terrestris* (L.). Fass. à cause de l'existence d'un grand nombre d'intermédiaires. Puisque la description dans la Flore Générale se rapporte à *S. Radula*, celle de *S. tonkinensis* a été donnée ci-dessus.

Pour les stations de *S. tonkinensis* en Thailande voir Kern, Reinw. **6** : 77 (1961).

Tonkin : Tonkin occidental : Bon 6037 (P). — Poste de Bat-bac, dans les broussailles : Balansa 2800 (K, P). — Environs de Quang-Yen : d'Alleizette s. n. (L). — Lang-co, prov. de Thua-Thien : Eberhardt 1608 (P). — Sept Pagodes, broussailles : Mouret 462 (P).

Annam : Tourane et environs : Clemens 3180 (BM, K, P, U). — Environs de Nha-trang, la Mère et l'Enfant : d'Alleizette s. n. (L). — Presqu'île Cam Ranh : Barry 20, 21 (P). — Environs de Phan-rang : d'Alleizette s. n. (P).

Cambodge : Kampot : Geoffray 32 (P). — Kadak, à 21 km de Kampot, route de Réam, sol sablonneux, acide et mauvais, semi-inondé : Poilane 27 343 (MTJB).

Cochinchine : Sans indication de localité précise : Talmy 1668 (P), Thorel s. n. (P). — Bencat : Pierre s. n. (K, L, P). — Environs de Bien Hoa, forêt : d'Alleizette s. n. (L). — Poulo Condor : Germain 12 (P).

19. **Scleria pergracilis** (Nees) Kunth, En. **2** : 354 (1837); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 160, f. 21, 1-4 (1912), Kern, Reinw. **6** : 78 (1961); Blumea **11** : 196, f. 7b (1961).

Espèce très rare; en plus du Laos (cf. Camus, l. c.) elle a été récoltée en Tonkin.

Tonkin : Environs de Lao Kay : d'Alleizette s. n. (L).

20. **Scleria biflora** Roxb., Fl. Ind., ed. 2, **3**, : 573 (1832); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 163, f. 21, 7 (1912); Kern, Reinw. **6** : 75 (1961) (ssp. *biflora*); Blumea **11** : 198, f. 7c (1961).

ssp. **ferruginea** (Ohwi) Kern, Reinw. **6** : 76 (1961); Blumea **11** : 199, f. 7d (1961). = *S. ferruginea* Ohwi, Act. Phytotax. Geobot. **7** : 37 (1938)

Diffère de *Scleria biflora* typique par son port plus élancé et ses feuilles plus étroites et plus rigides, mais surtout par les lobes du disque hypogyne plus courts, ovales, mucronulés, et par les fruits moins profondément lacuneux, d'abord densément tomenteux, à bec plus court.

Scleria ferruginea a été réduit à l'état de synonyme de *S. biflora* par Koyama (Journ. Fac. Sc. Univ. Tokyo, Bot. **8** : 137) (1961), mais les caractères différentiels mentionnés ci-dessus m'ont amené à le considérer comme une race de cette espèce, répartie des Iles Riou-Kiou à la Péninsule malaise.

Cambodge : Kadak, à 21 km de Kampot, route de Réam, sur sol sablonneux acide, mauvais et inondée; cypéracée grêle de près de 1 m de haut : Poilane 27 349 (MTJB).

21. **Scleria parvula** Steud., Syn. **2** : 174 (1855); Kern, Reinw. **6** : 75 (1961); Blumea **11** : 202, f. 7i (1961). =? *S. tessellata* (non Willd.) E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 75 (1912).

Bien que *Scleria tessellata* Willd., Spec. Plant. **4** : 315 (1805), soit nettement caractérisé par ses fruits subcylindriques, régulièrement mais

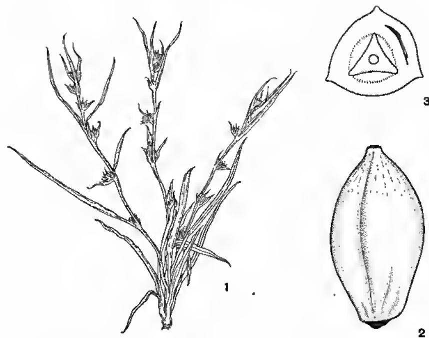


Fig. 2. — *Scleria exigua* Kern : **1**, port, gr. nat.; **2**, fruit × 30; **3**, id., face inférieure × 30.

peu profondément cancellés et par les lobes du disque hypogyne larges et obtus, à peu près rectangulaires, il a été souvent confondu avec quelques autres espèces annuelles, surtout avec *S. parvula* Steud., qui en diffère par les fruits ellipsoïdes ou subglobuleux, profondément cancellés et par les lobes du disque ovales, acuminés.

Scleria tessellata se trouve de l'Afrique tropicale et Madagascar à l'Inde, mais je ne l'ai jamais vu provenant de l'Indochine ou de Malaisie. Je n'ai pas vu le spécimen du Laos, leg. Thorel, cité dans la Flore Générale; celui de Cochinchine, leg. Germain, appartient à *S. biflora* Roxb.

Scleria parvula a été récolté dans les localités suivantes :

Tonkin : Environ de Hai Duong : d'Alleizette s. n. (L).

Annam : Dalat, marais : Evrard 416 (P).

Cochinchine : Environs de Bien Hoa : d'Alleizette s. n. (L).

22. **Scleria rugosa** R. Br., Prodr. Fl. Nov. Holl. : 240 (1810); Kern, Reinw. **6** : 76 (1961); Blumea **11** : 206, f. 8b (1961). = *S. zeylanica* (non Poir.) C. B. Clarke in Hook. f., Fl. Br. Ind. **6** : 687 (1894); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 163 (1912).

En appliquant le nom de *Scleria zeylanica* Poir. à l'espèce annuelle et grêle dont le nom correct paraît être *S. rugosa* R. Br., Camus a suivi Clarke.

Le nom de *Scleria zeylanica* Poir. se rapporte à une espèce vivace et robuste, qui n'a rien à faire avec *S. rugosa* (voir à *S. levis* Retz.).

23. **Scleria exigua** Kern sp. nov.

Sect. *Sphaeropus* (Boeck) Kern. Fig. 11.

Herba annua, pusilla, glabra, radicibus fibrosis purpureis. Culmi fasciculati, erecti vel oblique erecti, filiformes, triquetri, laeves, simplices, 3-5 cm alti, ca. ½ mm crassi. Folia basalia pauca, herbacea, flaccida, plana, linearia, acutissima, 7-nervia, costa nervorumque lateralium utroque latere unico tantum elevatis, laevia, purpureo-puncticulata, 1,5-3 cm longa, 1-1,5 mm lata, vaginis plus minusve purpureis. Inflorescentia laxa, culmi partem majorem occupans, e corymbulis 4-7 axillaribus, 0,5-1 cm remotis, fasciculato-contractis, ca. 2 mm latis, pedunculis brevibus haud vel vix e vagina bracteae exsertis constructa. Bracteae foliaceae, imae 2-4 cm longae, superiores sensim breviores, vaginis brevibus exalatis antice emarginatis. Spiculae masculae pauci-(ca. 3-)florae, 1 mm longae, glumis membranaceis acutis vel mucronulatis; stamen 1, anthera parvula, oblonga, 1/3 mm longa. Spiculae femineae uniflorae, 1,5-2 mm longae, pedunculo apice globoso-inflato; glumae 2, suboppositae, apice oblique patulae, oblongo-ovatae, acutae, mucronulatae, tenuiter 3-nerviae, integrae, purpureo-puncticulatae, marginibus hyalinis; stylus brevis, 1/3 mm longus, stigmatibus tribus stylo aequilongis. Nux exigua, obsolete trigona, ellipsoidea vel leviter obovoidea, apice obsolete umbonulata, longitudinaliter tricostulata, laevis, pernitida, ferruginea, apice plus minusve purpureo-lineolata, ca. 0,5 mm longa, 1/3 mm lata, maturitate e glumis in rhachilla persistentibus prolapsa, disco obsoleto trigono lineolato, cum fructu connato.

Typus : Indochine, Dalat à Daninh, 28 nov. 1911 : H. Lecomte et A. Finet 1427 (P; dupl. in L).

Chez les divers auteurs la délimitation du genre *Scleria* diffère d'une façon considérable. Souvent les espèces annuelles et très grêles, aux épillets disposés en petits fascicules à l'aisselle des bractées foliacées, sont réunies dans le genre *Diplacrum* R. Br. A l'instar de Bentham il m'a paru préférable de prendre le genre *Scleria* au sens large, avec l'inclusion de *Diplacrum*. J'ai exposé les raisons dans Blumea **11** : 145-146 (1961).

Robert Brown a séparé *Diplacrum* de *Scleria* par le fait que dans le premier la rhachéole de l'épillet femelle est caduque, entraînant le fruit qui reste enveloppé par les deux glumes conniventes (le « perianthe » de Brown). Ce caractère n'est trouvé que dans deux espèces, à savoir *Scleria caricina* (R. Br.) Benth. (*Diplacrum caricinum* R. Br). et *S. reticulata* (Holtt.) Kern, le dernier récemment décrit par Holttum. Dans les autres espèces référées à *Diplacrum* (et aussi dans l'espèce nouvelle décrite ci-dessus) la rhachéole et les glumes plus ou moins étalées persistent sur le pédoncule après la chute des fruits. Négligé après Robert Brown, ce caractère remarquable tomba malheureusement dans un oubli total.

Scleria exigua diffère des autres espèces à glumes et rhachéole persistants par les feuilles et glumes pointillées, les gaines des bractées non

ailées, les fascicules d'épillets plus petits, les bords des glumes des épillets femelles non pourpres, le style et les stigmates plus courts, mais surtout par les fruits ellipsoïdes ou subovoïdes, très petits, lisses, très brillants.

24. **Scleria caricina** (R. Br.) Benth., Fl. Austr. **7** : 426 (1878); Kern, Reinw. **6** : 71 (1961); Blumea **11** : 208, f. 8e (1961). = *Diplacrum caricinum* R. Br., Prodr. : 241 (1810); E. G. Camus ni Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 157 (1912).

Espèce douteuse

Scleria boniana Boeck., Allg. Bot. Zeitschr. **2** : 158 (1896); E. G. Camus in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine **7** : 162 (1912).

La description originale de Boeckeler ne me permet pas d'identifier cette espèce, qui reste douteuse parce que je n'ai pas trouvé le spécimen du Tonkin, leg. Bon, dans les collections des *Scleria* indochinois à Paris.

SUR LES *GRAMMITIS* DES ILES AUSTRALES

par Mme Tardieu-Blot

Les récoltes rapportées des Kerguelen par Cours nous ont amené à réviser les *Grammitis* des Iles australes. Copeland, dans sa monographie des Grammitis (**4**, p. 112) [1] distingue un groupe d'espèces antarctiques, groupe particulièrement difficile en raison de la plasticité des espèces et de leurs limites mal définies. Il croit à l'existence possible de 6 espèces différentes et, finalement, en délimite seulement 4, après pas mal d'hésitations.

Nous avons essayé de revoir la question à l'aide des différents herbiers historiques du Muséum.

La principale de ces espèces, le *Grammitis billardieri* Willd. (**13**, p. 139) a été décrite d'après une plante de Labillardière provenant du Cap Van Diemen, Nouvelle Hollande. L'herbier Jussieu contient un échantillon de cette plante, avec la mention, de la main de Jussieu, « *Grammitis billardieri* W. ». Cette plante est caractérisée par son rhizome nettement rampant, à frondes rapprochées, portant des écailles rousses, longues de 4-5 mm, renflées et échancrées à la base, ovales, à extrémité effilée, portant généralement une glande, formées de cellules à parois minces, droites, environ une vingtaine dans la largeur vers le milieu de l'écaille. Le pétiole est long de 0,5-2 cm, *nettement hirsute*. Le limbe est linéaire-lancéolé, long de 8-12 cm, à extrémité aiguë, la texture est coriace, pas très épaisse. La nervure médiane est apparente, surélevée à la face inférieure, les nervure latérales sont visibles (surtout à la face *supérieure*), bifurquées, à bifurcations sensiblement égales, n'atteignant pas la marge, les sores sont allongés, elliptiques, non enfoncés, occupant presque toute la longueur de la nerville. Cette espèce existe en Australie, Tasmanie, Nouvelle Zélande et ses îles, à Amsterdam et à Saint-Paul (P. I, **1-4**).

Sur la même feuille de l'herbier Jussieu, qui porte 5 touffes différentes, se trouve une autre étiquette indiquant « *Polypodium gramineum* Poir. dict. encycl., *Grammitis linearis* Sw. » et, comme indication de localité, « détroit de Magellan, herb. Commerson ». Desvaux a ajouté de sa main *Grammitis magellanica* Desv.; il est assez difficile de dire à quoi, sur cette feuille d'herbier, se rapporte chacune des étiquettes. Cependant nous sommes en présence d'une 2e espèce : les plantes provenant du détroit de

1. Les chiffres en caractères gras renvoient à l'Index bibliographique en fin d'article.



Fig. 1. — *Grammitis billardieri* Willd. : **1**, aspect général × 2/3; **2**, pétiole et poils × 2; **3**, détail des sores × 3; **4**, écaille × 12. — *Grammitis magellanica* Desv. : **5**, aspect général × 2/3; , détail des sores × 3; **7**, écaille × 12, — *Grammitis crassa* Fée ; **8**, aspect général × 2/3; **9**, détail de sore × 3; **10**, écaille × 10. — *Grammitis armstrongii* Arms. : **11**, aspect général × 2/3; **12**, détail des sores × 3; **13**, écaille × 12. — *Grammitis kerguelenensis* Tard. : **14**, aspect général × 2/3; **15**, sore jeune × 3; **16**, sore mûr × 3; **17**, écaille × 12.

Magellan nommées *Grammitis magellanica* par Desvaux ont en effet un rhizome *dressé*, ou très *courlement rampanl*, des frondes en touffes, *sans pétiole nel*, le limbe, ovale-lancéolé, long de 5-8 cm étant décurrent (et *glabre*) jusqu'à la base. Les écailles sont longues de 2-3 mm, non renflées à la base, presque de même largeur partout, à extrémité non rétrécie et très obtuse, à base légèrement échancrée. On peut compter, vers leur milieu, environ 17 cellules dans la largeur. Le limbe est lancéolé, long de 5-6 cm sur 0,8-0,9 de large, beaucoup plus épais, à nervure médiane à peine apparente, non surélevée, à nervures latérales absolument invisibles. Les sores sont légèrement enfoncés, localisés à la moitié supérieure du limbe, allongés, très épais et confluents à maturité. Cette description est donc celle du *Grammitis magellanica* Desv. (syn. *Polypodium Billardieri* var. *magellanicum* (Desv.) C. Chr.; *Grammitis nana* Brack., dont le type est de Orange Harbour, Terre de Feu (**2**, p. 1). (Pl. I, **5-7**).

Ce *Grammitis magellanica* se trouve à Amsterdam (le nº 30, de l'Isle, récolté en 1874 (fentes humides et grottes 554 m) (il a été cité par HEMSLEY sous le nom de *Polypodium australe*). COURS l'a retrouvé en 1960, Plateau central 650-700 m. L'étiquette porte la mention « très rare ».

D'autres espèces, sensiblement de même taille, sont voisines :

1º Le *Grammitis diminuta* (Bak.) Cop. (**4**, p. 141) des Iles Lord Howe, est distinct par son pétiole long de 2 cm, *glabre*, ses écailles (syn. *Polypodium Howeanum* Watts, dont le Muséum possède un isotype). Le limbe est linéaire, atteignant 20 cm sur 1 de large, les sores allongés, courts (1/2 de la largeur du limbe), généralement non confluents.

2º Le *Grammitis rigida* Hombron (**9**, t. 2f) des Iles Auckland : nous possédons la plante rapportée par HOMBRON, figurée pl. 2, fig. 1, mais non décrite par lui, et qui n'est autre que le *Grammitis crassa* Fée (**5**, p. 234) (Pl. I, **8-10**), espèce valable, caractérisée par son gros rhizome dressé, à écailles brun foncé, ayant 7-8 mm de long, étroites, peu effilées, à base droite, formées de cellules étroites et très allongées, à parois minces, contenu jaune foncé. Sa fronde, longue de 12-20 cm sur 1,5 de large, oblongue-lancéolée, décurrente jusqu'à la base, sans pétiole net, à extrémité aiguë, texture très coriace, coloration brunissante sur le sec, nervure médiane marquée mais non surélevée, nervures latérales invisibles, sores très allongés, elliptiques, tenant presque toute la largeur du limbe et très rapprochés, faisant un angle d'environ 45º avec la nervure médiane.

A côté de ces espèces de taille relativement élevée existent plusieurs très petites espèces ou formes ayant environ 1-3 cm de long, ce sont :

Le *Grammitis pumila* Arms. (*Polypodium australe* var. *pumilum* Chesm. de Nouvelle Zélande). Comme l'a fait remarquer tout récemment Miss TINDALE ce nom tombe en désuétude à cause de la présence du *Grammitis pumila* Sw.. Il doit donc s'appeler, d'après Miss TINDALE, *Grammitis armstrongii* Tindale (**12**, p. 88). C'est une toute petite

forme à rhizome rampant, à fronde subspathulée, épaisse, qu'ARMSTRONG décrit comme « Clothed below with minute greyish or brownish pubescence », avec un seul sore arrondi près du sommet (CHEESEMAN dit obscurément pubescent beneath ») : ce *Grammitis* se trouve aussi à Juan Fernandez. Les sores sont arrondis, souvent solitaires au sommet de la fronde. Les nervures latérales sont invisibles, la médiane peu marquée (Pl. I, **11-13**).

Il existe aux Kerguelen une autre petite espèce, à caractères très constants, que COPELAND signale au passage (**4**, p. 115), mais sans lui attribuer de nom. Cette espèce possède des frondes en touffes très denses, oblancéolées, subspathulées, elle est absolument glabre, et de texture beaucoup plus épaisse que le *Grammitis armstrongii* de plus, les sores enfoncés, allongés ou arrondis, ne sont pas au nombre de 1 à 2 paires comme dans cette espèce, mais en rangées, généralement localisés à la partie supérieure de la fronde. Son aire de répartition s'étend aux Kerguelen, Crozet, Marion. Voici sa diagnose :

Grammitis kerguelensis Tard. sp. nov. (Pl. 1, 14-16).

Frondibus caespitosis, dense fasciculatis, approximatis, lanceolatis, subspathulatis, subsessilis, 1-2 cm longis, 0,3 latis, crassis, glabris, apice rotundatis, basi attenuatis, margine integerrimis, nervo mediano nervis lateralibusque obsoletis; soris apicalibus, imprimatis, elongatis, nudis, ± confluentibus.

Type : *Cours*, Butte aux Fougères Molloy (P).

ILES CROZET : *Aubert de la Rüe*, 8. 12. 1949, Ile de la Possession, cote 350, escarpements rocheux.

KERGUELEN : *Eaton*, *Kidler*, *Boissière*, sans localité — *Aubert de la Rüe* 18. 12. 1952, S. E. de la Studer, cote 100 — *Aubert de la Rüe*, mai 1952, escarpements le long de la Rivière des Tourbières — *Aubert de la Rüe* 23. 9. 1949, plateau au NE du lac Dasté, péninsule Jeanne d'Arc, escarpements basaltiques abrités — *Aubert de la Rüe* août 1952, grande muraille, vallée du Château, côté 100, (toutes ces espèces ont été citées par moi à tort (**11**, p. 61) comme *Grammitis billardieri*) — *Cours*, buttes aux Fougères Molloy.

MARION : *Moseley*, Challenger Expédition.

Les écailles du rhizome sont brun clair, longues de 3 mm échancrées à la base, peu effilées, portant généralement une glande stipitée au sommet, formées de cellules une fois plus longues que larges, à parois droites, peu épaisses, jaune clair, le milieu de l'écaille comprenant environ 15 rangées de cellules.

Pour terminer nous donnerons un tableau des caractères distinctifs de ces différents *Grammitis* :

	Répartition géographique	Dimensions	Frondes	Nervure médiane	Nervures latérales	Sores
Grammitis billardieri	Australie, Nouvelle Zélande, Iles Auckland, Tasmanie, Saint-Paul	8-12 cm sur 0,5 de large	rhizome rampant pétiole hirsute limbe linéaire-lancéolé	surélevée	visibles, bifurquées, à bifurcations sensiblement égales	allongés non enfoncés, faisant un angle très aigu avec le costa
Grammitis magellanica	Chili, Terre de Feu, Amsterdam	5-6 cm long sur 0,8-0,9 large	rhizome dressé; frondes en touffes; limbe lancéolé, glabre sans pétiole net	à peine apparente, non surélevée	invisibles	elliptiques épais, confluents, à maturité
Grammitis crassa	Iles Auckland	12-17 cm long sur I,5-2 de large	rhizome épais, dressé, fronde oblongue-lancéolée, très épaisse, brunissant sur le sec	nette mais non surélevée	invisibles	très allongés tenant preque toute la largeur du limbe, peu obliques
Grammitis diminuta	Lord Howe Island	15-20 cm de long sur 1,5 de large	fronde linéaire, à pétiole long de 1-2 cm, glabre	surélevée	peu apparentes	allongés, courts (+ I,2 de la largeur limbe, très obliques
Grammitis armstrongii	Australie, Ile Stewart, Nouvelle Zélande Juan Fernandez	I-I, 5 cm de long sur 2-3 mm de large	rhizome rampant; fronde lancéolée sans pétiole net, présence de poils grisâtres à la face inférieure	marquée, générale - ment noire	peu apparentes	sores arrondis souvent solitaires au sommet de la fronde
Grammitis kerguelenensis	Kerguelen, Marion Crozet	I-2 cm sur 0,3 large	rhizome dressé, fronde subspathulée, très coriace, glabre	non marquée	invisibles	allongés, ± confluents à maturité

Index bibliographique

1. Armstrong (J.-B.). — Description of new and rare New Zealand plants *in Trop. N. Zeal. Inst.* **13**. 1881.

2. Brackenridge (D.). — In Charles Wilkes U. S. Exploring Expedition 16. 1854.

3. Christensen (Carl). — Some species of ferns collected by Dr. Skottsberg in Temperate South America, *in Ark, för bot.* **10** : 1-32. 1910.

4. Copeland (E.-B.). — Grammitis *in Phil. Journ. Sc.* **80** : 93-27. 1951.

5. Fée (A.). — *Gen fil.*, 1850-1852.

6. Hicken (C. M.). — Nouvelles Contributions aux Fougères argentines *in Trab. del Mus. de Farmacologia* Buenos Aires **19** : 3-12. 1907.

7. — Observations sur quelques fougères argentines nouvelles ou peu connues, *in Trab. del Mus. de Farmacologia* Buenos Aires, **15** : 161-218. 1907.

8. Hemsley (A. L. S.). — Report on present stade of Knowledge of various insular flora. Voyage of H. M. S. Challenger Botany, vol. 1.

9. Hombron, Jacquinot et Decaisne. — Voyage au Pôle Sud, 1852.

10. Schelpe (E. A.) et Alston (A. G. H.). — The Pteridophyte of Marion Island *in Journ. S. Afr. Bot.* **23** : 105-109. 1957.

11. Tardieu-Blot (M. L.). — Sur les Fougères récoltées par Aubert de la Rue, aux Iles Kerguelen et Amsterdam, *in Mém. Inst. Sc. Madag.* série B. **5** : 59-64. 1954.

12. Tindale (M. D.). — Studies in Australian pteridophytes, n° 3 *in Contrib. from the N. S. Wales Herb.* **3**. 1961.

13. Willdenow (C. L.). — Sp., Pl. **5** : 1819.

NOTES SYSTÉMATIQUES, PHÉNOLOGIQUES ET AUTOÉCOLOGIQUES SUR L'*EUPHORBIA ORTHOCLADA* BAK.

par J. Leandri

Après les Euphorbes malgaches épineuses et coralliformes, l'*Euphorbia orthoclada* Bak. est une des plus curieuses de la Grande-Ile. Décrite simultanément en 1887 par J. C. Baker [1] [1] sur des spécimens récoltés par Baron à Betafo, et par H. Baillon [2] (sous le nom d'*E. lohaensis*) sur des parts récoltées par Alfred Grandidier à Ambatomenaloha, près d'Ivato (au sud d'Ambositra), elle a fait l'objet d'observations de Costantin et Gallaud [3], de R. Baron [4] et de Drake del Castillo [6] qui l'a redécrite sous les deux noms d'*E. vepretorum* et d'*E. cynanchoides*. Alors que Baillon et M. Denis [8] la rangeaient parmi les *Goniostema*, Léon Croizat apporte à son sujet en 1937 [7] une opinion toute nouvelle et, semble-t-il, plus juste. Il la range en effet auprès des *Tithymalus*, à cause de son inflorescence terminée par un cyathium central et disposée en fausse ombelle.

J'ai précisé en 1945 [9] la distribution géographique de cette espèce endémique des domaines du Centre : Betafo, environs du lac Alaotra [2], d'Antsirabe, d'Ambositra, d'Ambatofinandrahana, et du Sud : bassin du Mandrare, environs d'Ambovombe, d'Antanimora et du Cap Sainte-Marie.

J'ai pu observer en 1960 à différentes saisons les pieds cultivés au jardin botanique de Tsimbazaza, rattaché à l'Institut scientifique de Madagascar (I. R. S. M.) (nº 20). Il est donc possible aujourd'hui de compléter la description de l'espèce, d'en examiner les variations, et d'apporter quelques données sur sa phénologie et son autoécologie.

Par contre je n'ai pu retrouver sur le terrain des pieds de cette espèce, au cours d'itinéraires effectués soit seul, soit en compagnie d'autres botanistes (Mlle M. Keraudren, M. P. Saboureau) dans les localités où elle a été récoltée. Elle doit donc être en voie de régression. Je considère néanmoins qu'il n'est pas interdit d'attribuer une valeur taxinomique aux deux formes, celle du Centre, arbrisseau décombant, jamais ligneux, longtemps crassulant, à fruits de 1 cm, croissant sur les laves basaltiques, et celle du Sud, liane à fruits moins robustes et moins lignifiés, à feuilles plus petites, croissant sur les gneiss et les sables. Il semble justifié de leur

1. Les numéros entre crochets renvoient à l'Index bibliographique.
2. L'attribution à cette espèce de l'échantillon très pauvre provenant du lac Alaotra demanderait à être confirmée.



Fig. 1. — *Euphorbia orthoclada:* **1**, ombelle de la sous-espèce *orthoclada* avant le développement des cyathophylles, gr. nat.; **2**, d°, cyathophylles développées × 1/2; **3**, ombelle en fruits; **4**, rameau fleuri (saison des pluies) × 2/3; **5**, port en culture à Tananarive (octobre) × 1/8; **6**, grain de pollen × 350; **7**, une coque de fruit; **8**, graine gr. nat. — Sous-espèce *vepretorum:* **9**, rameau fleuri × 2/3; **10**, ombelle en fruit; **11**, un cyathium en fruit × 2.

attribuer le rang de sous-espèces, en raison de ces importantes différences.

C'cst à la sous-espèce du Centre que se rapportent les spécimens cultivés dans le jardin de H. Perrier de la Bathie (n° 12 891) en 1919-1923, au jardin de Tsimbazaza (n° 20) et au Jardin Botanique des Cèdres (Saint-Jean Cap Ferrat) appartenant à M. J. Marnier-Lapostolle, cncore aujourd'hui. C'est également cette sous-espèce qui se trouve décrite de façon très complète, grâce aux notes de Perrier de la Bâthie, dans le mémoire de M. Denis de 1921-1922. Voici quelques observations de plus : le pied en culture au Jardin botanique de Tsimbazaza (n° 20) offre au début d'octobre des fleurs et des fruits bien développés. Il se présente en grosses touffes de rameaux en baguettes charnues peu feuillées, inclinées, pourpres du côté tourné vers le haut, vert franc de l'autre. Le cyathium médian de l'inflorescence, le seul paraissant uniquement ♂, n'est pas accompagné de cyathophylles ; il est de couleur rougeâtre avec les marges des glandes jaunes ; et non vert à glandes luisantcs dessus comme les cyathiums périphériques. Outre l'ombelle terminale, ordinairement à 4 branches, il existe souvent un peu plus bas sur le rameau d'autres cyathiums pédonculés et pourvus de cyathophylles et d'une feuille courte axillante. L'odeur de la plante rappelle celle du souci.

Les graines sont blanches et bien formées, longues de 5 mm sur 4 environ, avec une caroncule conique de 1 mm de long sur 1,5 de diamètre séparée de la graine par un profond sillon.

Les cyathiums latéraux, quand ils sont bien développés, sont plus grands que le cyathium central et non plus petits (1 cm de diamètre contre 8 mm par exemple). Les bractées interglandulaircs sont roses, à bords fimbriés finement.

Les fleurs ♀ se développent avant les ♂ ; il n'est donc pas impossible que le cyathium central devienne ♂ à la suite de la chute précoce de la fleur ♀ par séparation à la base du pédicelle. On observe en général au fond du cyathium terminal (central) un moignon noirâtre évasé.

La partie sous-articulaire de la fleur ♂ présente à son sommet une ébauche de calice triangulaire bien nette. La partie sus-articulaire (pédicelle) est dilatée à sa base ; les 2 loges sont très sphériques, à fentes exactement latéralcs longitudinales. Le pollen est sphérique, de 50 µ de diamètre, à ornementation externe granuleuse-réticulée. Les languettes interflorales sont découpées en nombreux appendices filiformes sur toute la longueur de leurs deux côtés.

Les bourgeons, espacés de 2 à 3 cm, ne s'allongent pas, à l'exception de ceux de la base des rameaux, terminés par une feuille enroulée formant un étui longuement conique enveloppant le point végétatif.

La sous-espèce typique de l'*Euphorbia orthoclada* présente donc l'aspect d'une plante subaphylle pendant la saison sèche et au début de la saison des pluies.

En décembre apparaissent, sur les rameaux et sur de jeunes pousses qui s'allongent rapidement, un nombre considérable de feuilles, qui rendent la plante sous son nouveau vêtement tout à fait méconnaissable jusqu'en avril.

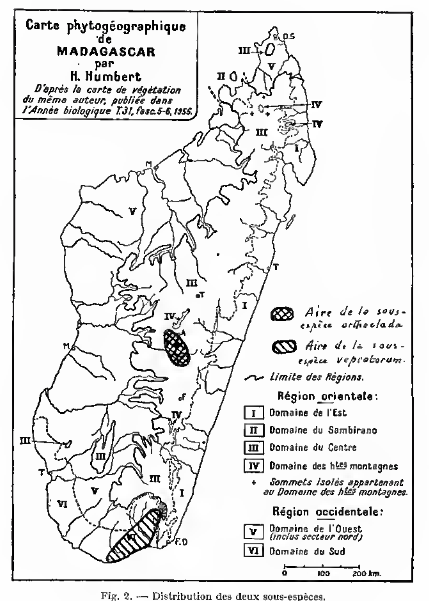


Fig. 2. — Distribution des deux sous-espèces.

En résumé, la plante qui présente le port d'un arbuste à tige faible, très rameuse se divisant en un grand nombre de rameaux épais, obtus au sommet, verts, retombant de tous côtés, sur les rocailles des coulées basaltiques des environs de Betafo, prend quand elle est cultivée sur les cuirasses latéritiques de Tananarive le port d'un buisson cespiteux à rameaux dressés de 50 cm à 1 m.

Quant à la plante du Sud, que nous élevons au rang de sous-espèce, on peut en donner la diagnose distinctive suivante :

Euphorbia orthoclada J. G. Bak. subsp. **vepretorum** (Drake *pro sp.*) J. Leand. stat. nov.

A subspecie typica differt habitu scandente, foliis minoribus (ad 2 cm longis, 3-4 mm latis?) ramis cyathiferis terminalibus paucis (3) fructibus minoribus coccis subsphaericis haud lignosis.

Type primitif (tout à fait insuffisant) : *G. Grandidier* n° 17, oct. 1901. — Mont Ambohibato (Nord-ouest de Fort-Dauphin).

Lectotype : *Decary* 4532, Massif de l'Angavo, à l'Est d'Autaninora, prov. Fort-Dauphin.

Bibliographie

1. J. G. Baker, Further contributions to the flora of Madagascar. *Journ. Linn. Soc.* Londres, XXII : 517 (1887).
2. H. Baillon, Liste des plantes de Madagascar. *Bull. Soc. Linn.* Paris I, n° 84 : 671 (1886-1887).
3. J. Costantin et J. Gallaud, Notes sur quelques Euphorbes nouvelles ou peu connue de la région du Sud-Ouest de Madagascar, rapportées par M. Geay, *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris XI : 352 (1905).
4. Revd. R. Baron, Compendium des plantes malgaches. *Rev. de Madag.* VII : 623 (1906).
5. H. Poisson, Recherches sur la flore méridionale de Madagascar, *Thèse, Fac. Sc.* Paris, Challamel : 64 (1912).
6. E. Drake del Castillo. Note sur les plantes recueillies par M. Guillaume Grandidier dans le sud de Madagascar en 1898 et 1901. *Bull. Mus. Hist. nat.* Paris IX : 45 (1903).
7. L. Croizat, in *Gard. Bull. Straits Settl.* IX : 150 (1931).
8. M. Denis, Les Euphorbiées des îles australes d'Afrique. *Rev. gén. de Bot.* Paris, XXXIV : 51 (1922).
9. J. Leandri, Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. IX. Groupe de l'*Euphorbia pyrifolia* et observations sur la section *Goniostema. Notulae Syst.* Paris XII : 72 (1945).
10. H. Jacobsen. A handbook of succulent plants. Vol. I, Londres : 461-462 (1960).

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DE LA FLORE FORESTIÈRE DE MADAGASCAR

par R. Capuron

IV. — *TSEBONA*, GENRE NOUVEAU DE SAPOTACÉES DE MADAGASCAR

Arbores. Folia alterna, petiolata, nervis secundariis inter se remotis, nervis tertiariis parallelis, secundariis subperpendicularibus. Stipulae caducae. Flores axillares, magnae; sepala, in alabastro quinconcialia, basi vix connata; corolla basi tubulosa, lobis integris in alabastro contortis; stamina 15, uniseriata, ante corollae lobum quemque 3 (phalanges 5 efformantia), antheris elongatis extrorsis conniventis, connectivo apice apiculato; staminodia alternipetala in sinubus corollae inserta, bigeniculata, laciniata; discus planus, pubescens, receptaculum obtegens; ovarium parvum, (5(-7) loculare, loculis completis; stylus gracilis, stigmato punctiforme. Fructus baccatus, magnus, apice apiculatus; semina magna, hilo latissimo (dorso tantum area angusta laevi donata); embryo exalbuminosus, cotyledonibus crassis, radicula brevissima.

Tsebona macrantha R. Capuron : *Species unica*.

Arbor, ad 25-35 m alta, cortice valde lactifera, ramulis floriferis crassis (1,5-2,5 cm diam.), primum tomentosis postremo glabrescentibus. Folia apice ramorum dense congesta, magna; petiolus, in primo statu breviter tomentosus robustus, 4-10 cm longus, supra angustissime canaliculatus; limbus coriaceus, primum subtus breviter tomentosus (tomento mox deciduo, haud adpresso), obovatus (20-60 × 9-20 cm), apice rotundatus vel latissime obtusus, ad basim angustatus, ima basi angustissime rotundata vel obtusa; costa supra impressa, subtus valde prominente; nervis secundariis utrinque (16-)20-30, supra leviter impressis, subtus prominentibus, rectis, ad marginem arcuatis et anastomosantibus; nervis tertiariis tenuissimis, scalariformibus (fere Gambeyae). Stipulae ovato-lanceolatae, 1-2 cm longae, tomentosae, caducae. Flores axillares magnae. Pedicelli adpresse sericeo-pubescentes 3-4 cm longi, robusti. Sepala coriacea, extus adpresse sericea, intus glabra, basi breviter coalita (receptaculum formantes), dua exteriora triangularia (36 × 12-13 mm) marginibus induplicatis, dua interiora ovato-lanceolata (35 × 9-10 mm) marginibus planis sed dorsaliter et longitudinaliter sulcata, alterum semitectum et semi-tegente (margine externa induplicata, margine interna plana, dorsaliter sulcatum). Corolla circa 28 mm longa : tubus crassus, 4 mm

longus, utrinque glaber (pilis rariis circa staminorum insertionem instructus); lobi ovato-lanceolati (24-25 × 8 mm) integri (supremo apice vix irregulariter denticulati), glabri apice angustissime obtusi, in alabastro contorti (margine dextra externa). Stamina fauce et ima basi petalorum inserta; filamenta libera (circa 2 mm longa) pilis longis instructa; antherae anguste lanceolatae (17 × 1,5 mm), interno latere pubescentes, in quoque phalangi inter se conniventes; connectivus apice apiculo 3,5-5 mm longo instructus. Discus tomentosus, planus, pentagonalis. Ovarium 1,5-2 mm altum, 5(-7)-sulcatum et 5(-7)-angulatum, dense breviterque tomentosum. Bacca magna (in sicco statu ad 9,5 cm diam.) attingens, depressa (4,5-5 cm crassa), apice apiculo brevi (ca. 1,5 cm) et crasso instructa; pericarpium tenue. Semina 5-6 vel abortu 1-2 magna (4,5-5,5 alta, 3,4-3,7 lata, 3,5-4 cm diam., sectione horizontali triangulare, lateribus internis planis, latere externo convexo); testa 1-1,5 mm crassa, area laevi parva (3,5-5 cm alta et 24 mm maxima latitudine). Radicula brevissima (1,5 mm longa), conica.

Typus speciei : 7100-SF.

Est : Ambalanirana, près d'Ambatojoby, Ampanefena, Vohémar, 14.252-SF (Fr., août Tsebona); Anolakely, Canton de Farahalana, Sambava, 7100-SF (Fl., mars, Tsebo); Lohanantsahabe, (bassin de la Lokoho), Dct. de Sambava, 51-R. 188 (F., janvier Tsebo); environ d'Ankaviahely (environ 15 km E. S. E. d'Andapa), Canton d'Anoviara, Dct, d'Andapa, 34-R. 197 (F., Bois, mai, Tsebo ou Tsebona, ou Taolandoha); Ambohitsara, canton d'Anoviara, Andapa, 10614 SF (Fl. tombées au sol, Fr. imm., août, Tsebona); forêt de Belafika, Ampanavoana, Antalaha, 84-R. 140 (Fr., avril, Tsebo); Somisika, à l'est d'Andranofotsy, Maroantsetra, 173-R. 199 (F., février, Tsebona); environ d'Anena, bassin de la Fananehana, Dct. de Maroantsetra, 8947 *bis*-SF (F., janvier, Tsebona); Lohany Antsahanjolahy, près d'Ambatoraha, canton de Bandabe, Mananara, 7-R. 107 (F., janvier, Tsebona malotra); forêt de Besira, près d'Ambodirafia, canton d'Ampasina, Fénérive, 17875-SF (Fr., décembre, Tsebona); Réserve Naturelle n° 1, Ambodiriana, Tamatave, 8581*bis*-SF (F., Bois, novembre, Tsetsebona); environ de Tamatave, Dr. Jaillet s. n° (F., 1894, Sebo).

Le *Tsebona macrantha*, est, à divers points de vue, remarquable parmi les Sapotacées malgaches. Sur son aire de répartition, relativement vaste, (il est probable que cette aire est incomplètement connue et qu'elle s'étend plus au Sud que ce que l'on sait d'elle) il est toujours rare et disséminé. Au cours d'une tournée de six mois en zone forestière, dans la région de Maroantsetra, nous n'en avons vu qu'un petit nombre d'exemplaires. C'est un très bel arbre atteignant 25-30 m de hauteur et plus, et son diamètre atteint et dépasse parfois 1 m. Son écorce est très riche en latex, latex utilisé par les indigènes pour la fabrication de gluaux. La couronne de l'arbre est relativement peu ramifiée et ses bouquets de grandes feuilles lui donnent un port très caractéristique. Les feuilles rappellent, mais encore en plus grand, celle du *Manilkara costata;* mais dans ce dernier les nervures secondaires sont plus serrées et surtout ses nervures tertiaires ne sont pas obliques par rapport aux secondaires. Sous ce rapport la nervation du *Tsebona* rappelle celle des *Gambeya.* Les nervures secondaires sont espacées de 1 à 3 cm, elles sont presque rectilignes et ce n'est que tout près des marges qu'elles s'incurvent vers le sommet du limbe pour aller se raccorder avec les suivantes. Les fleurs

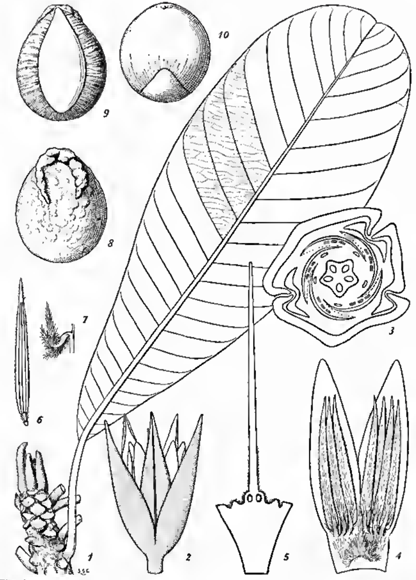


Fig. 1. — *Tsebona macrantha* R. Cap. : **1**, feuille × 2/3; **2**, fleur × 1; **3**, diagramme; **4**, fragment de la corolle × 2; **5**, pistil × 2; **6**, étamine face ventrale × 2; **7**, staminode vu de profil × 2; 8, graine face ventrale × 2/3; **9**, graine face dorsale × 2/3; **10**, graine vue par dessous × 2/3.

sont de très grande taille pour une Sapotacée. Les boutons, peu avant l'épanouissement, atteignent 37 mm de longueur et 13 mm de diamètre à leur base (le calice, étalé atteint 70-75 mm de diamètre). Le bouton a un peu la forme d'une pyramide à trois faces. Les sépales sont au nombre de 5, en préfloraison quinconciale. Les sépales 1 et 2 sont entièrement extérieurs dans le bouton et leurs marges sont indupliquées; le sépale 3, moitié recouvrant et moitié recouvert à sa marge de droite (bouton vu de l'extérieur) indupliquée; les 4 et 5 sont intérieurs dans le bouton. Les sépales 1, 2 et 3 sont nettement plus larges que les sépales 4 et 5 et il en résulte que dans le bouton la marge gauche de 1 et la marge droite de 2 viennent en contact, de même que la marge gauche de 2 avec la marge droite de 3; en ces points de contact les sépales paraissent valvaires; ces marges étant indupliquées elles s'impriment dans le dos des sépales 4 et 5 où elles forment un sillon dorsal situé sur la ligne médiane de chacun de ces pétales (sillon analogue à celui que l'on observe sur les sépales internes des *Mimusops* ou des *Manilkara*); la marge de droite du sépale 1, également indupliquée, s'imprime également dans le dos du sépale 3 mais près de la marge gauche de celui-ci. En définitive, le bouton présente, extérieurement, la fausse apparence d'être constitué de 3 sépales valvaires.

Retenons, en ce qui concerne la corolle que ses lobes sont tordus dans le bouton et que les lobes ont leur côté droit recouvrant (nous n'avons pu analyser qu'un seul bouton). Les phalanges d'anthères sont, dans le bouton, coincées entre le pétale qui leur correspond et la moitié gauche du pétale immédiatement situé à leur droite. Les filets staminaux des 3 anthères de chaque phalange sont libres l'un de l'autre et ils se détachent de la corolle à la base des lobes. Les 3 anthères de chaque phalange sont conniventes, étant plus ou moins reliées entre elles par les poils qui garnissent leurs marges; les phalanges anthériennes mesurent ainsi 17 × 4,5 mm. Les staminodes naissent dans les sinus de la corolle : ils sont constitués par un court pédicule épais, glabre, dressé, qui se recourbe à son sommet et se réfléchit vers le bas, à l'intérieur du tube corollin; dans sa partie descendante il se dilate en une lame de forme générale plus ou moins losangique, poilue; cette lame, vers son tiers basal, se recourbe vers le haut et ses deux tiers supérieurs sont dressés et s'appliquent contre la base du style; la marge de la lame est découpée en 5 lobes dont le médian, étroitement triangulaire aigu, est nettement plus long que les autres.

Le réceptacle est tapissé par un disque plan, tomenteux, au centre duquel se trouve l'ovaire. Les loges ovariennes sont oppositisépales lorsque il y en a 5 seulement.

Les fruits que nous avons vus étaient assez variables de forme. Dans l'échantillon 14 252 SF le fruit entier que nous avons, atteint 9,5 cm de diamètre et 4,5-5 cm d'épaisseur; il a la forme d'une grosse tomate à face supérieure presque plane, sauf au centre où il est très légèrement déprimé; au milieu de la face supérieure il est muni d'un gros et court (1,8 cm) apicule; ce fruit contient 6 graines et son péricarpe porte une

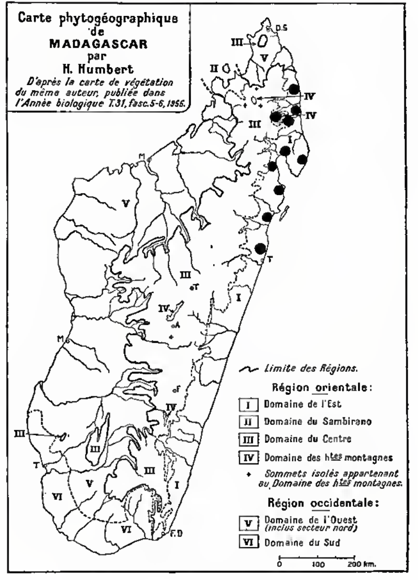


Fig. 2. — Localités de récolte du *Tsebona macrantha*.

légère et large dépression entre chacune d'entre elles. Dans cet échantillon les graines ont environ 4,5 cm de hauteur. Dans un autre échantillon (17 875-SF) nous avons 3 fruits; 2 d'entre eux sont 1-séminés, l'autre est 2-séminé; les fruit uniséminés ont environ 5 cm de diamètre et 8-9 cm de hauteur; ils s'atténuent vers le haut en fort apicule long de 2-3 cm; le fruit 2-séminé a environ 11,5 cm de hauteur (apicule compris) et environ 7,5 cm de diamètre; il est un peu moins épais que large; une graine de ce fruit mesure 5,3 cm de haut. Nous ne pensons pas qu'il faille attacher une grande importance à ces différences dans la forme des fruits; nous en connaissons un trop petit nombre en tout cas pour baser sur eux quelque taxon. Sous tous les fruits que nous avons observés le calice est caduc, les sépales se rompant à leur base. Les graines sont remarquables outre leur grosseur, par la très grande extension prise par la cicatrice d'insertion; la partie lisse du testa n'occupe qu'une partie de la face dorsale de la graine; cette partie lisse se présente sous la forme d'une plage obovale partant du haut de la graine et se dilatant progressivement vers le bas (jusque vers son tiers ou son quart inférieur); au point le plus large elle mesure 23 mm environ (alors que la graine a, en ce point, 34 mm environ de diamètre transversal); au-dessous de son point le plus large la plage lisse s'atténue rapidement et n'atteint pas la base de la graine. Le micropyle est très visible sur la plage lisse, en bordure de sa marge inférieure.

Quelle est la place du genre *Tsebona* dans la famille des Sapotacées? Lam en 1939, a donné les grandes lignes d'une classification de cette famille. Par ses sépales disposés sur une spirale le *Tsebona* vient se placer dans la sous-famille des *Sideroxyloideae* ses graines à cicatrice très grande le font placer dans la tribu des *Poulerieae* H. J. Lam; enfin ses étamines groupées en phalanges oppositipétales conduisent à classer le genre malgache dans la sous-tribu des *Achradotypinae* H. J. Lam, sous-tribu groupant des genres tels que *Achradotypus*, *Pycnandra*, *Omphalocarpum*, *Tridesmostemon*. Le système proposé par Baehni (1938) fait placer le *Tsebona* dans les *Pleurotromeae* et la clé conduit au genre *Tridesmostemon (sub. Ituridendron)*. La clé d'Aubréville pour les genre africains (Flore Forestière de la Côte d'Ivoire, 2e éd.), conduit également aux genres *Omphalocarpum* et *Tridesmostemon*. Aucun de ces genres ne paraît convenir pour la plante malgache. *Achradotypus* ne possède pas de staminodes et ses étamines sont en faisceaux de 2. *Pycnandra* a des étamines 5-6 fois plus nombreuses que les lobes de la corolle, pas de staminodes, des ovaires à 10-11 loges. Le genre *Omphalocarpum* a des graines très comprimées, bien différentes par leur forme, en particulier par celle de la cicatrice; ses fleurs, petites, sont cauliflores, le plus souvent unisexuées. *Tridesmostemon*, qui par ses phalanges de 3 étamines se rapproche du genre *Tsebona*, aurait également des graines comprimées à hile linéaire long.

Les Sapotacées appartenant à la sous-famille des *Madhucoideae* H. J. Lam ont également des étamines plus nombreuses que les lobes de la corolle, mais elles sont disposées en 2 ou plusieurs cycles, le calice est en général à 2 verticilles et les staminodes sont presque constamment

absents. Quant aux *Mimusopoideae*, leur calice est bisérié et leurs étamines sont en même nombre que les lobes de la corolle; ceux-ci ont la plupart du temps des appendices dorsaux (les genres dans lesquels ces lobes manquent, par exemple *Faucherea*, *Achras*, sont bien distincts du *Tsebona*).

Nous pensons donc que le genre *Tsebona* devra être placé dans les *Achradotypinae*.

En terminant nous rappellerons l'aspect assez particulier que donnent à ses boutons les sépales externes valvaires indupliqués d'où il résulte des impressions longitudinales sur les sépales internes, caractères qui se retrouvent dans les Sapotacées à sépales sur 2 cycles, en particulier les *Mimusopoideae*. Ne se trouverait-on pas, avec le *Tsebona*, en présence d'un terme de passage entre les *Achradotypineae* et les *Mimusopoideae*, entre les Sapotacées à calice spiralé et celles à calice 2-cycliques. L'aspect du sépale 3 avec sa moitié gauche canaliculée en long fait penser à une soudure possible entre un sépale d'un cycle externe et un sépale d'un cycle interne. Certes les caractères de la corolle (5-mère, sans lobes dorsaux) et de l'androcée (phalanges) éloignent le *Tsebona* des *Mimusopoideae*. Il serait intéressant, en se livrant à des investigations autres que morphologiques (par exemple, étude du bois, du pollen etc....) d'approfondir l'étude des affinités de ce genre malgache, genre tout à fait isolé actuellement par rapport aux Sapotacées de la Grande Ile.

V. — SYNONYMIES ET COMBINAISONS NOUVELLES CONCERNANT LA FLORE DE MADAGASCAR

Eugenia colinifolioides H. Perr., Mem. Inst. Sc. Madag., série B, IV : 185 (1952) = **Memecylon** sp.

Eugenia cupulifera H. Perr. 1. c. : 190 = **Carallia brachiata** (Lour.) Merr.

Eugenia Goudoliana H. Perr. 1. c.: 193 = **Syzygium zeylanicum** (L.)DC.

Carissophyllum M. Pichon, ibid. 11 : 94 (1949) = **Tachiadenus** Griseb. (1839).

Carissophyllum longiflorum M. Pichon, 1. c. = **Tachiadenus tubiflorus** Griseb. (*T. elatus* Hemsl. (1898), *T. trinervis* auct. non (Lamk.) Griseb.).

Hazunta (?) *subcordata* M. Pichon Not. Syst., XIII : 209 (1948) = **Pittosporum polyspermum** Tul. (1857).

Diospyros minutiloba H. Perr., Mem. Inst. sc. Madag., série B, IV : 135 (1952) = **Gambeya boiviniana** (Hartog) Pierre.

Diospyros sphaerosepala Baker var. *calyculata* H. Perr., 1. c. : 141 = **Phanerodiscus diospyroidea** R. Capuron nom. nov.

Rhacoma decussata H. Bn. in Grandidier, Hist. Nat. Madga. Bot., Atlas III : t. 284 (1894). (*Rh. gonoclada* Urban, Symb. Antill., V : 75 (1904); *Myginda g.* Wright mss. ex Ktze; *Crossopetalum* O. Ktze, Rev. Gen. : 116 (1891), nom nud.) (Plante américaine indiquée à tort de Madagascar).

OBSERVATIONS TAXONOMIQUES, MORPHOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES SUR DEUX *LASIODISCUS* D'AFRIQUE (RHAMNACÉES)

par N. Hallé

Lors de la révision du genre *Lasiodiscus* pour la Flore du Gabon, nous avons été amené à ranger l'important matériel que le Muséum de Paris possède de certaines espèces de ce genre.

Dans le groupe des espèces à inflorescences en cymes plus ou moins paniculées, nous nous sommes trouvés en désaccord avec un grand nombre de déterminations, celles-ci étant d'ailleurs parfois contradictoires entre elles.

Notre travail est une mise au point qui intéresse deux espèces. De la première, *Lasiodiscus mannii* Hook. f., le Muséum possède un double du type (Mann 1118, Princes Island, 1861, fl.). De l'autre espèce, restée négligée depuis sa description en 1897, *L. marmoratus* C. H. Wright, nous avons l'échantillon de référence suivant [1] : A. Binuyo et B. O Davamda F. H. I. 35 486, Kumba, British Cameroons, 25 janv. 1956, fl., double déterminé à Kew et portant la mention « *L. mannii* Auct. non Hook. f. ».

* * *

Les déterminations erronées les plus anciennes sont celles d'un grand nombre de spécimens camerounais d'origine allemande et datés 1896 à 1913 : Staudt 405, Zenker 1076, 2470, 2584, 2945, 4522, 4863. Ces spécimens sont des *Lasiodiscus marmoratus* C. H. Wright et ont été largement distribués comme doubles sous le nom erroné de *L. mannii*. Il est probable que l'équipe d'Engler manquait du matériel de référence nécessaire; il est certain en tout cas que les botanistes allemands ont confondu *L. mannii* et l'autre espèce qui doit porter le nom de *L. marmoratus*, car certains échantillons camerounais de la même époque sont correctement déterminés *L. mannii* (Zenker et Staudt 444*a* et 578, Preuss 695*a*).

Ces erreurs anciennes ont eu de très graves répercussions comme nous allons voir.

1. Après les premières épreuves de cette note, nous avons eu communication du type de Wrigt : Bates 358, Elufen, Cameroun, 2 sept. 1895 (K.); nous pouvons donc avec les meilleures bases, confirmer notre point de vue. Notons que ce type est un spécimen en très bon état et un représentant particulièrement vigoureux de l'espèce. Tous nos remerclements au Directeur de l'Herbarium de Kew.

En 1939, Staner dans sa Révision des Rhamnacées du Congo Belge décrit sous le nom de *L. mannii* ce qui est en fait le *Lasiodiscus marmoratus*. La bonne description et la figure de la fleur (imprécise quant au port des étamines) de Staner ne nous laissent aucun doute sur notre détermination, ayant en outre entre les mains un double de l'échantillon Louis 9951, cité par l'auteur.

Dans le même travail Staner décrit sous le nom de *L. mildbraedii* Engl. ce qui est le véritable *L. mannii*. La figure qu'il donne de la fleur confirme notre opinion d'autant plus que Staner met ici en synonymie *L. chevalieri* Hutch. dont nous possédons le type. Nous n'avons eu entre les mains aucun échantillon authentique permettant de nous faire une opinion sûre de *L. mildbraedii*. La description originale d'Engler paraît contredire Staner sur certains points : la base du limbe est étroite ou aiguë *(angustata)* et de forme presque semblable à celle du sommet *(subaequaliter)* elle n'est pas « rétrécie et dissymétriquement arrondie » avec le sommet acuminé-obtus. L'interprétation de Staner me paraît dépasser quelque peu le sens de la description d'Engler qui n'a pas parlé de base dissymétrique; nous avons constaté que ce caractère est très fréquent chez *L. mannii* et que c'est la seule espèce ouest-africaine où cela soit observable.

Autre conséquence fâcheuse, en 1941, Suessenguth décrit *L. zenkeri* comme nouvelle espèce sur l'échantillon camerounais nº 695*a* qu'il attribue à Zenker et qui a été distribué en doubles à Kew et à Paris sous le nom de Preuss. Cette erreur d'étiquette a été signalée par Milne-Redhead en 1950. Grâce à l'échantillon du Muséum de Paris nous pouvons affirmer que *L. zenkeri* est un nouveau synonyme de *L. mannii*. Les échantillons fleuris Zenker et Staudt 444*a* et 578, tous deux de la même origine, Yaoundé, que le type de Suessenguth, viennent renforcer notre point de vue : notre échantillon 695*a* est en fruits et la description de Suessenguth ignore les fleurs. Le même numéro a déjà été cité sous le nom de *L. mannii* dans la 1re édition de la F. W. T. A.

Des conséquences plus graves que de simples erreurs d'appellation ont suivi les publications de Staner et de Suessenguth. La Flora of West Tropical Africa, 2e éd. 1958, partage entre *L. mildbraedii* (= *L. chevalieri* sensu Staner) et *L. mannii*, des échantillons qui se rapportent tous, à des différences variétales près, à *L. mannii* Hook. f.

Autre suite de malchances pour nos *Lasiodiscus*, en 1956, Evrard détermine par une note manuscrite un spécimen, Aubréville 1094 (P), comme *L. marmoratus*. Cette opinion me paraît avoir été hâtivement portée; elle est en flagrante contradiction avec nos échantillons de référence qu'Evrard n'a pas eu la chance de trouver réunis en 1956. La plante en question est bien un *L. mannii ;* elle ne se distingue que par une pilosité particulièrement forte du dessous de la nervure médiane de la feuille, différence que nous tenons pour variétale. La seconde édition de la Flore Forestière de la Côte d'Ivoire, parue en 1959, tient compte de la détermination erronée d'Evrard et reflète en outre la confusion de la 2e édition de la F. W. T. A. La Flore du Congo Belge (1960) répète les erreurs de Staner.

*
* *

Une importante remise au point s'imposait donc; nos arguments et conclusions se résument dans la clé suivante qui utilise un remarquable caractère des étamines paraissant avoir été négligé jusqu'à présent.

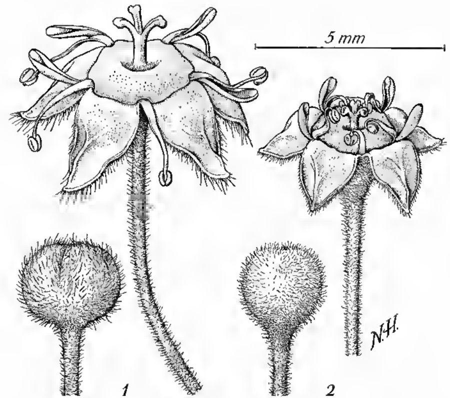


Fig. I. — Boutons et fleurs de *Lasiodiscus*: **1**, *L. mannii* Hook. f. (Mann 1118, type), les poils sont assez longs, et plus ou moins raides, la pubescence est relativement lâche. — **2**, *L. marmoratus* C. H. Wright (Zenker 2470), les poils sont un peu plus courts, plus fins et plus laineux, la pubescence est extrêmement dense. — Remarque : les pétales sont rapidement caduques, il en manque un au premier plan de chaque fleur.

— Étamines centrifuges dans la fleur épanouie; fleur de 6-10 mm de diam.; style de plus de 1 mm de haut; pédicelle de 5-20 mm de long; base du limbe généralement dissymétrique, ± cordée ou obtuse; fruit roux ochracé à pubescence très rase . . . *L. mannii* Hook. f. **1868 (fig. I, 1).**
= *L. chevalieri* Hutch. **1912, pro var.**
= *L. klainei* Pierre ex A. Chev. **1917, nov. syn.**
= *L. zenkeri* Suessenguth **1941, nov. syn.**
cf. *L. mildbraedii* Engl. **1908, non vid.**

— **Étamines centripètes dans la fleur épanouie; fleur de 4-6 mm de diam.; style de moins de 1 mm de haut; pédicelle de 3-8 mm de long; base du limbe symétrique, arrondie à subaiguë; fruit brunâtre ± pubescent............ *L. marmoratus* C.H. Wright, 1897 (fig. I, 2).**
= *L. mannii* Auct. non Hook. f.

Cette clé ne compte que deux espèces et nous n'avons pas trouvé la possibilité d'en distinguer une troisième avec notre matériel d'étude. Nous écartons donc provisoirement *L. mildbraedii*; cette espèce, de toutes façons postérieure, fut décrite par ENGLER qui méconnaissait sans aucun doute le *L. manni*. A en croire STANER qui fait allusion à « certains matériaux authentifiés » de *L. mildbraedii*, ce pourrait, compte tenu de nos conclusions, être un synonyme de *L. mannii*.

Dans les spécimens de Côte d'Ivoire, nous distinguons deux variétés et deux formes que toutes nous rapportons à *L. mannii*, elles pourraient ultérieurement mériter d'être précisées.

Au Cameroun, au Gabon et au Congo ex Belge, nos deux espèces existent mais elles ne paraissent jamais fréquenter les mêmes stations. Les notes des collecteurs permettent d'indiquer *L. marmoratus* comme caractéristique dans certaines zones forestières inondées ou marécageuses; c'est parfois une relique ripicole dans des régions plus sèches. D'après des précisions fournies par R. LETOUZEY sur ses récoltes, *L. mannii* croîtrait dans des sols drainés sans humidité stagnante; les exigences écologiques des deux espèces seraient donc différentes. Cette vue schématique demandera à être appronfondie par les collecteurs : les notes manuscrites jointes aux herbiers sont rarement aussi précises et détaillées qu'il serait souhaitable.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Lasiodiscus mannii Hook. f. :

COTE D'IVOIRE :

Variété *chevalieri* (Hutch.) N. Hallé stat. nov. (basionyme *L. Chevalieri* Hutch. Mém. S.B.Fr. 8 : 224, 1912) forme typique :
A. Chev. 19120, Soubré (fr. juin); 22525, 22526 (type), région d'Akakoumoékrou.
Var. *chevalieri*, forme à grandes inflorescences lâches :
Aubréville 687, Khoum; 785, Groumania (fl. janv.).
Var. *chevalieri*, forme à inflorescences rabougries :
Aubréville 144 (bout. fév.); 2254, Nzi-Comoé (bout. mars).
Variété hirsute, très voisine par ses fleurs et inflorescences de la variété type :
Aubréville 1094, Man-Danané (fl. mars). — A. Chev. 21366, Haut-Cavally, Mont Momy (fr. avr.).

ILE DU PRINCE :

Mann 1118 (type fl. de *L. mannii* Hook. f. var. *mannii*).

CAMEROUN :

Nana SRFK 2488, Doumé (fl. avr.). — Preuss (sic) 695*a* (fr.). — Zenker et Staudt 444*a*, 578, Yaoundé (fl.).

GABON :

Klaine s. n., 2387, 2708, 2708 *bis*, 2820, 3115, env. de Libreville (fl. fév.; fr. mars et oct.).

OUBANGUI :

Tisserant 165, 401, 1247, 1304, Boukoko (fl. août, nov.; fr. oct. déc.).

CONGO BELGE :

Lebrun 1787 (fl.).

Lasiodiscus marmoratus C. H. Wright :

CAMEROUN :

Binuyo F. H. I. 35486, Kumba (fl. janv.). — Letouzey 2008, Yoko (j. fr. mai); 2872, Demba (fl. janv.); 3770, 3770 *bis*, Abong-Mbang (fl. avr.). — Mpom SRFK 1734, Mfou (fl. fév.). — Staudt 405, Lolodorf (vieilles infl.). — Zenker 1076, 2470, 2584 2945, 4522, 4863, Bipinde (fl.).

GABON :

Le Testu 1169, 1788, Tchibanga (fl. sept.); 6025, Moucouna, Haute-Ngounyé (fl. août); 8676, région de Lastoursville (fl. janv.); 8910, Kemboma entre Ogooué et Cameroun (fl. sept.).

CONGO BELGE :

Jean-Louis 3912, 7037, 9951, 14314, Yangambi (fl. mars, juin, déc.; fr. mai).

BIBLIOGRAPHIE

A. AUBRÉVILLE, Flore Forestière de la Côte d'Ivoire, 1re éd. 2 : 208 (1936), et 2e éd. 2 : 246 (1959).
A. CHEVALIER, Bois du Gabon, Vég. Ut. 9 : 144 (1917).
A. ENGLER, Rhamnaceae africanae, *Bot Jahrb.* 40 : 552 (1908).
C. EVRARD, Rhamnaceae, *Flore Cong. b.* 9 : 437 (1960).
W. B. HEMSLEY, Oliver F. T. A. 1 : 385 (1868).
J. HUTCHINSON, *Mém. Soc. Bot. Fr.* 8 : 224 (1912).
J. HUTCHINSON et J. M. DALZIEL, F. W. T. A. 1re éd. 1 : 472 (1928), et 2e éd. 1 : 670 (1958).
E. MILNE-REDHEAD, Rhamnaceae, *Kew Bull.* : 366 (1950).
P. STANER, Révision des Rhamnacées du Congo Belge, *Bull. Jard. Bot. Brux.* 15 : 408 (1939).
K. SUESSENGUTH et O. OVERKOTT, Einige neue und bemerkenswerte Rhamnaceen aus den Herbarien Berlin und München, 50 : 328 (1941).
C. H. WRIGHT, Diagnoses africanae ,*Kew Bull.* : 248 (1897).

DEUX RUTACÉES MAL CONNUES D'AFRIQUE CENTRALE

par R. Letouzey

I. A PROPOS DE *VEPRIS STOLZII* Verdoorn ET DU GENRE *TODDALIOPSIS* Engler

I. C. Verdoorn dans une révision de la tribu des Toddaliées (Kew. Bull. : 389 (1926) a décrit une nouvelle espèce : V. *stolzii* Verdoorn d'après l'échantillon Stolz 2647 provenant du Tanganyika (loc. cit. : 396). Cette espèce serait caractérisée par ses tiges et pétioles glabres, ses feuilles trifoliolées, ses inflorescences en panicules axillaires et son fruit à 4 loges non côtelé ou lobé.

A l'occasion de l'étude de diverses Toddaliées d'Afrique centrale, il a été reconnu que l'échantillon en cause (dont un isotype existe dans l'Herbier de Paris) ne portait que de jeunes fruits présentant déjà en réalité une forme tétralobée. Cette étude a également permis de constater que les divers échantillons de *Vepris orophila* G. Gilbert (Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles XXVIII : 380 (1958) et Fl. Congo Belge VII : 104 (1958), aimablement communiqués par l'Herbier de Bruxelles, ainsi que des échantillons de République centrafricaine dont il sera question ci-après présentaient des caractère foliaires assez identiques à ceux de *V. stolzii* Verdoorn et, pour les échantillons oubanguiens, de jeunes fruits très analogues aux précédents ; il en est de même semble-t-il pour un échantillon (Gossweiler-Carrisso nº 11 536) détenu par l'Herbier de Coimbra et également gracieusement prêté à l'Herbier de Paris.

Ces comparaisons amènent à placer *V. orophila* G. Gilbert en synonymie, à considérer que *V. stolzii* Verdoorn est connu en République centrafricaine (région de Boukoko), au Congo ex-belge (régions des lacs Albert, Edouard, Kivu et du Ruanda-Urundi), au Tanganyika (au nord du lac Nyassa) et en Angola (région de la Lunda), enfin à donner une description complète de cette espèce, les échantillons oubanguiens présentant, grâce à la sagacité du collecteur le R. P. Tisserant, fleurs mâles et femelles ainsi que fruits jeunes et matures alors que tous les autres échantillons, congolais en particulier, ne sont que fructifères.

Vepris stolzii Verdoorn = *V. orophila* G. Gilbert.

Arbuste ou petit arbre (atteindrait 10 m de hauteur). Rameaux gris jaunâtre à écorce plissotée longitudinalement. Feuilles normalement trifoliolées ou exceptionnellement bifoliolées; pétiole long de 2 à 10 cm, ± aplati vers le haut à la face supérieure; pétiolules remarquablement articulés à la base, longs de 5 à 15 mm, en gouttière à la face supérieure; limbe oblong-elliptique, de 5-6 cm × 2-2,5 cm à 18 cm × 8 cm, cunéiforme et ± décurrent sur le pétiolule à la base, à sommet aigu à arrondi garni d'un acumen assez large à la base, mesurant environ I cm de longueur, consistance un peu coriace, nervure médiane effacée et déprimée à la face supérieure, saillante au-dessous, 20 à 25 paires de fines nervures secondaires latérales peu marquées se réunissant en boucles près de la marge, réseau de fines nervures tertiaires et de nervilles étiré parallèlement aux nervures secondaires latérales. Plante dioïque avec inflorescences jusque sur les rameaux aoûtés atteignant 1 cm de diamètre[1]; inflorescences en panicules ± fasciculées et ramifiées, longues de 3 à 8 cm, à axes tomentelleux garnis de petites bractéoles triangulaires et ciliolées. Fleurs mâles par avortement à pédicelle tomentelleux ne dépassant guère 0,5 à 1 mm de longueur; calice petit à 4 lobes étendus ± ciliolés sur le bord; 4 pétales faiblement imbriqués dans le bouton floral globuleux qui mesure environ 1,5 mm de diamètre, pétales ovales, aigus au sommet et souvent garnis vers l'apex d'une glande résineuse; 8 étamines égales aussi longues que les pétales (3 mm); gynécée rudimentaire tomentelleux avec ovaire conique surmonté de 4 styles avortés. Fleurs femelles par avortement à pédicelle tomentelleux ne dépassant guère 2 à 3 mm de longueur; calice et corolle comme dans les fleurs mâles avec pétales un peu plus grands; 8 staminodes minuscules à la base de l'ovaire; gynécée composé d'un ovaire cylindrique, haut de 2 mm et large de 1,5 mm, arrondi à la partie supérieure, surmonté d'un stigmate claviforme ornementé à la face supérieure de 4 sillons à peines marqués; ovaire creusé de 4 (exceptionnellement 5) loges garnies de 2 ovules collatéraux ± pendants par loge. Infrutescences, à rameaux écartés, atteignant 8-10 cm de longueur, à axes tomenteux. Fruits drupacés à pédicelle long de 5 mm environ, sphériques mais très fortement 4-lobés, de 1 cm environ de diamètre, lisses mais garnis extérieurement de glandes ± déprimées et jaunes à maturité; épicarpe très mince, mésocarpe charnu mais peu épais; 4 (exceptionnellement 5) « noyaux » formés d'un endocarpe mince et crustacé entouré d'une résille fibreuse étirée, cette résille ne recouvrant pas 2 plages semi-circulaires situées de part et d'autre de l'arête interne du « noyau »; 1 seule graine par « noyau », entourée d'un tégument brun clair (et brun foncé au niveau des deux plages semi-circulaires ci-dessus), avec embryon garni d'une radicule supère très courte et de deux gros cotylédons ovales plan-

1. En suivant la terminologie de Mildbraed, il est utile de distinguer : « basiflorie », « cauliflorie » *(sensu stricto)* ou « trunciflorie », « ramiflorie » et « ramuliflorie » pour situer exactement la position des inflorescences et des infrutescences sur des arbres et arbustes.

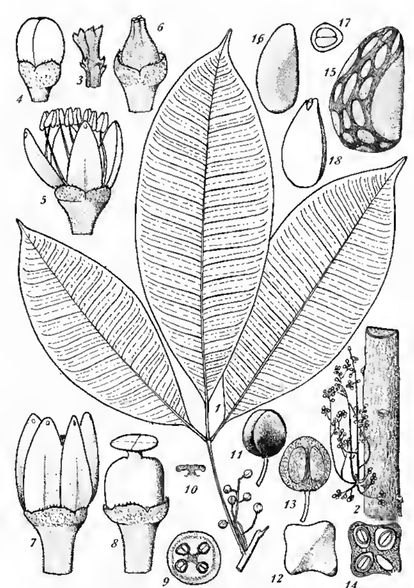


Fig. 1. — *Vepris stolzii* Verdoorn : **1**, rameau feuillé avec jeunes fruits × 2/3; **2**, rameau avec inflorescences de fleurs mâles × 2/3; **3**, portion d'un axe d'une inflorescence × 5; **4**, bouton floral d'une fleur mâle × 7; **5**, fleur mâle × 7; **6**, gynécée rudimentaire d'une fleur mâle × 7; **7**, fleur femelle × 7; **8** fleur femelle avec pétales enlevés × 7; **9**, coupe transversale de l'ovaire × 7; **10**, coupe longitudinale du stigmate × 4; **11**, fruit, vue latérale × 4/3; **12**, fruit, vue de dessus × 4/3; **13**, coupe longitudinale du fruit × 4/3; **14**, coupe transversale du fruit × 4/3; **15**, « noyau » × 7; **1** , graine × 7; **17**, coupe transversale de la graine × 5; **18**, embryon avec un cotylédon enlevé × 7. (**1** : d'après Tisserant n° 2519 (= n° 803); **2**, d'après Tisserant n° 2070 (= n° 777); **3** à **6**, d'après Tisserant n° 777; **7** à **10**, d'après Tisserant n° 803; **11** à **18**, d'après Tisserant n° 2578 (= n° 2519 = × n° 803).

convexes; souvent « noyaux » irrégulièrement développés et graine présente ou absente; au total de 1 à 4 graines par fruit.

Les échantillons de République centrafricaine se rapportant à cette espèce sont les suivants :

— avec fleurs mâles : Tisserant 777, mars 1948, Boukoko; 2070 (l'étiquette du collecteur mentionne : « 2070; reprise du 777 »), avril 1951, Boukoko, avec deux noms vernaculaires en dialecte lissongo : molo-mbangana (777) et mongondo (2070); 2493, avril 1953, Boukoko, kpakata en dialecte lissongo des Pygmées-babingas.

— avec fleurs femelles et fructifères : Tisserant 803, mars 1948, Boukoko; 2519 (l'étiquette du collecteur mentionne : « 2519 : jeunes fruits du 803 »), mai 1953, Boukoko; 2578 (l'étiquette du collecteur mentionne : « 2578 : reprise du 2519 »), août 1953, Boukoko, avec deux noms vernaculaires en dialecte lissongo : molo-mbangana (803-2519) et mongondo (2578).

Un problème particulier qui reste en réalité mal résolu, concernant cette espèce, est celui de la présence ou de l'absence d'endosperme. Le matériel examiné (jeunes fruits à graines non développées ou avortées, fruits demi-durs à embryon laissant un vide entre lui et le tégument, fruits mûrs à embryon remplissant la cavité séminale mais n'adhérant pas strictement au tégument) est insuffisant pour apporter une précision définitive. Absence ou présence d'endosperme distinguent respectivement en effet, d'après Engler, les genres *Toddaliopsis* Engl. et *Vepris* Comm. emend. A. Juss. Cette distinction est loin d'être absolue et c'est ainsi que pour le groupe des espèces malgaches considérées comme appartenant au genre *Vepris* on trouve des espèces à endosperme très réduit ou même inexistant.

Le genre *Toddaliopsis* Engl. (Pflanzenwelt Ostafr. C : 433 (1895) Pflanzenf. III, 4 : 179 et fig. 103 (1896) — Nat. Pflanzenf. **19** a : 307 et fig. 139 (1931) n'est connu quant à lui, d'une façon certaine, jusqu'à ce jour que par la seule espèce *T. sansibarensis* Engl. (loc. cit.) de la côte de Zanzibar. La verrucosité du fruit de cette espèce est un caractère intéressant mais qui pourrait être aisément considéré comme n'ayant qu'une valeur spécifique.

Engler dans Pflanzenw. Afr. **3**.1 : 756 (1915) a classé dans le genre *Teclea* Delile deux espèces camerounaises, puis, en 1917 (dans Bot. Jahrb. **54** : 305), a décrit ces deux mêmes espèces sous les noms de *Toddaliopsis ebolowensis* Engl. et *T. heterophylla* Engl., sans aucune référence à ses citations antérieures; en 1931 (dans Nat. Pflanzenf. **19** a : 308) il a mis en doute le rattachement de ces espèces au genre *Toddaliopsis* Engl.

T. heterophylla Engl., récolté (avec fleurs femelles uniquement) en juin 1909 sur la montagne de Lagdo près de Garoua par Ledermann sous nº 4402, serait caractérisé par un ovaire biloculaire et pourrait de ce fait se rattacher au genre *Vepris* Comm. emend. A. Juss.; cette espèce est par ailleurs peut-être identique à l'espèce endémique du Mali décrite par Chevalier sous le nom erroné de *Teclea sudanica* A. Chev.; malheureusement le type de *T. heterophylla* Engl. a semble-t-il disparu.

T. ebolowensis Engl. récolté (avec fleurs mâles uniquement) en janvier 1911 entre la boucle du Dja et Sangmelima par Mildbraed sous n° 5494, présenterait d'après la diagnose quelque affinité avec *Vepris stolzii* Verdoorn. Bien que l'holotype ait disparu de l'Herbier de Berlin, *T. ebolowensis* Engl. reste connu par un isotype conservé à l'Herbier de Hambourg qui a aimablement mis cet échantillon à la disposition de l'Herbier de Paris. Cette espèce a également été retrouvée au Cameroun ex-britannique. Il est difficile d'établir à quel genre elle appartient mais tout rapprochement avec le genre *Toddaliopsis* Engl. resterait extrêmement hasardeux.

On peut en définitive se demander quelle est la valeur réelle du genre *Toddaliopsis* Engl. par rapport au genre *Vepris* Comm. emend. A. Juss.

RÉHABILITATION D'UN *FAGARA* DU GABON : *F. BOUETENSIS* PIERRE EX R. LET. SP. NOV. *(aff. F. buesgenii)*.

La désignation des échantillons récoltés par KLAINE, au Gabon, à la fin du siècle dernier, présente souvent quelques difficultés. En effet, à l'occasion de ses première récoltes et durant deux ou trois ans (vers 1894-1896), KLAINE a utilisé plusieurs numérotations (à partir de 1) parallèles ou successives : une numérotation pour ses envois à PIERRE (qui possédait un herbier personnel et l'a donné en 1904 au Muséum de Paris), une autre numérotation à l'occasion de chaque envoi important, effectué à peu près annuellement, directement au Muséum; au total donc 3 ou 4 numérotations. Ultérieurement, il n'a plus utilisé qu'une série pour le Muséum et dans un dernier stade les numérotations pour PIERRE et pour le Muséum se sont trouvées confondues. Tout ceci explique aisément les anomalies apparentes entre dates de récoltes et numéros d'échantillons pour les herbiers de KLAINE.

Le problème peut encore se compliquer dans certains cas particuliers. KLAINE a effectué la plupart de ses récoltes aux environs de Libreville et, consciencieusement, a souvent cherché à obtenir, d'une année à l'autre, fleurs (au besoin fleurs mâles et fleurs femelles) et fruits de la même espèce, soit sur le même individu, soit sur ce qu'il pensait être des individus appartenant à la même espèce. Mais il lui est arrivé de désigner ces récoltes par des numéros différents dans le premier cas, ou par le même numéro dans le second cas. Il semble même qu'il ait été amené parfois à se référer pour des échantillons destinés à PIERRE à des échantillons adressés antérieurement au Muséum, et inversement. PIERRE lui-même a certainement eu quelquefois de la difficulté à classer les échantillons de KLAINE et ainsi figurent sur des feuilles d'herbier, de la main de PIERRE, des indications douteuses qui ne simplifient pas le problème.

Enfin, il faut envisager que des interversions entre étiquettes et échantillons ont toujours été possibles et que des erreurs de transcription

de chiffres, concernant numérotation ou datation, ont pu se produire au cours des diverses manipulations.

De 1895 à 1898, KLAINE a récolté aux environs de Libreville (Gabon) des échantillons de *Fagara* et les a adressés soit à PIERRE, soit directement au Muséum.

Le premier envoi — effectué sous nº 79 et adressé à PIERRE — parvint à celui-ci en 1894 avec, semble-t-il, la simple étiquette manuscrite de KLAINE : « nº 79. Rameau d'arbre inconnu », sans indication de date ni de lieu de récolte. PIERRE étudie cet échantillon (en fruits), annexe à la seule part d'herbier dont il dispose une diagnose manuscrite et un schéma de fruit, rattache cet échantillon au genre *Xanthoxylum*, le compare à *X. melanacanthum* Planch. (Oliver. Flora of Tropical Africa 1 : 305) mais ne dénomme pas l'espèce.

Sur le registre tenu par PIERRE pour les récoltes de KLAINE on remarque après le nº 79 : « nº 80. id »; cet échantillon, s'il a réellement existé, paraît introuvable dans les collections du Muséum.

Un second envoi, effectué sous nº 330 (1 part), parvint à PIERRE vraisemblablement en 1896, avec l'étiquette manuscrite de KLAINE : « nº 330. Rameau épineux à fruits verts un peu rosés d'un côté, Mont Bouet, 28/12/95 ». Cet échantillon parait identique au nº 79; PIERRE inscrit également sur cet échantillon « *Xanthoxylum* auct. «.

Ultérieurement, KLAINE adressa directement au Muséum sous nº 346 un échantillon (2 parts), toujours en fruits, appartenant visiblement à la même espèce que les nºs 79 et 330, avec l'étiquette : « nº 346. Fruits d'un arbre très épineux de 15 m dont les fleurs sont dans une planche précédente. Février 1898 », KLAINE confondant alors très vraisemblablement le nº 346 et le nº 382 ci-après.

En effet, KLAINE a envoyé sous nº 382, de 1896 à 1898, à PIERRE d'une part et directement au Muséum d'autre part, un certain nombre d'échantillons qui paraissent tous appartenir à la même espèce. Ces échantillons ont été récoltés à différentes dates, en fleurs ou en fruits, et il serait extrêmement fastidieux de publier ici toutes les annotations, toutes les surcharges et surtout toutes les contradictions manuscrites que l'on relève à leur sujet. Les anomalies que l'on peut constater se sont malheureusement étendues aux échantillons nºs 79 et 330 et, à l'heure actuelle, pour essayer de clarifier la situation, on peut avancer que vraisemblablement dans l'esprit de PIERRE, à un moment donné, mais non toujours sous sa plume à d'autres moments :

1º les nºs 79 et 330 représentaient une espèce particulière qu'il dénommait, en herbier, *Fagara bouetensis* Pierre.

2º les échantillons rapportés au nº 382 représentaient une autre espèce particulière qu'il dénommait, en herbier, *Fagara klaineana* Pierre [1].

PIERRE différenciait *F. klaineana* de *F. welwitschii* et de *F. angolensis* décrits par ENGLER en 1896, ainsi qu'en témoignent diagnose manuscrite de sa main et dessin au crayon de DELPY annexés à une part d'herbier.

1. A noter que *F. klainei* (ou *klainii*) Pierre msc. est tout à fait différent des espèces précédentes et se rattache à *F. dinklagei* Engl.

Cette même part d'herbier présente une annotation indiquant que l'échantillon n° 382 a été communiqué à l'herbier de Berlin et ENGLER l'a rattaché à *F. altissima* décrit par lui en 1911 (Botanische Jahrbücher XLVI : 405). Ultérieurement en 1915 (Die Pflanzenwelt Afrikas III-1 : 747), il rattachera *F. bouetensis* à *F. welwitschii*, tout en distinguant *F. altissima* et *F. welwitschii*.

GILBERT (Flore du Congo belge VIII : 72) place *F. altissima* Engl. en synonymie de *F. welwitschii* Engl. et, en suivant cet auteur, *F. klaineana* Pierre msc. peut être rangé parmi *F. welwitschii* Engl., les critères de différenciation de PIERRE paraissant être de trop faible valeur.

GILBERT sépare *F. rubescens* (Planch.) Engl. (= *F. melanacantha* (Planch.) Engl. de l'espèce précédente en mentionnant pour *F. rubescens* dans sa clé dichotomique : « folioles souvent pubescentes en dessous » et dans sa description : « limbe éparsement pubérulent le long de la nervure médiane à glabre en-dessous ».

KEAY (Hutchinson et Dalziel, Flora of West Tropical Africa **1** : 685) englobe par contre *F. altissima* Engl., *F. welwitschii* Engl. et *F. melanacantha* (Planch.) Engl., sous la seule espèce *F. rubescens* (Planch.) Engl., groupement que l'on peut contester ou admettre, les séparations de GILBERT paraissant fondées, tout en restant de faible importance, et la distinction entre les deux espèces paraissant de plus assez nette en Afrique centrale et beaucoup plus floue en Afrique occidentale. Mais KEAY, suivant ENGLER et DE WILDEMAN (Plantae bequertianae III : 23, 32 et 44) considère également *F. bouetensis* Pierre (ex Engler 1915) comme synonyme. Or cette opinion, tout comme celle d'ENGLER et de DE WILDEMAN, repose à peu près certainement sur les anomalies ci-dessus mentionnées.

Pour les échantillons Klaine 79, 330 et 346 (ainsi que pour les échantillons Trilles 49 et Fleury-Chevalier 33 566) doit être réhabilitée la dénomination *F. bouetensis* de Pierre qui fera l'objet de la diagnose ci-après. Bien que les fleurs de cette espèce restent inconnues, les caractères végétatifs permettent de différencier aisément cette espèce.

Fagara bouetensis Pierre msc. (in Herb. Paris); R. Let. sp. nov.

Arbuste ou petit arbre haut de 5 à 15 m. Jeunes rameaux couverts de petites lenticelles claires, allongées et en relief, épineux, à pubescence très courte (épines peu nombreuses, noirâtres, droites et perpendiculaires au rameau ou un peu courbées en arrière, comprimées latéralement, longues de 3 à 5 mm, hautes de 2 à 3 mm, larges de 1 à 2 mm; pubescence formée de poils clairs, raides, perpendiculaires à la surface des rameaux, longs de 1/10 mm, relativement peu serrés car écartés de quelques 1/10 mm) Feuilles rassemblées vers l'extrémité des rameaux, longues de 30 à 60 cm. Pétiole long de 8 à 12 cm; gaine légèrement renflée et noirâtre mais constrictée à la base sur échantillon sec. Pétiole et rachis, de teinte brun clair avec de fines glandes épidermiques rouge orangé peu visibles à l'oeil nu sur échantillon sec, aplatis et canaliculés sur la surface supérieure, normalement inermes, parfois épineux avec des épines analogues à celles

des rameaux, couverts d'une pubescence analogue à celle des rameaux mais plus visible. 4 à 6 paires de folioles opposées ou exceptionnellement subopposées et 1 foliole terminale ± articulée au sommet du rachis et distante de quelques centimètres de la dernière paire de folioles; limbe légèrement asymétrique. Folioles sessiles (ou à pétiolule extrêmement court d'un mm de longueur), les inférieures ovées ou ovées-oblongues de 8 × 4 cm, les moyennes elliptiques-oblongues, les supérieures obovées-oblongues atteignant jusqu'à 18 × 8 cm; base arrondie obtuse pour les folioles inférieures, arrondie cunéiforme pour les folioles supérieures, sommet du limbe avec acumen atteignant pour les plus grandes folioles 2,5 × 1 cm; marge du limbe fortement crénelée, moins nettement vers le bas que vers le haut, à dents de 1 à 5 mm de longueur; 6 (sur les folioles inférieures) à 12 (sur les folioles supérieures) paires de nervures latérales arquées, formant boucles en extrémité à 3-5 mm de la marge du limbe. Nervure médiane saillante à la face supérieure du limbe. Nervures médiane et latérales de teinte brun clair, à la face inférieure du limbe, sur échantillon sec. Limbe à consistance papyracée, criblé de points translucides nombreux et de taille irrégulière, visibles à la face supérieure du limbe sur échantillon sec. Face inférieure du limbe et particulièrement nervures et nervilles couvertes d'une pilosité lâche analogue à celle des rameaux, des pétioles et rachis mais avec poils aciculaires, droits ou inclinés, atteignant presque 1/2 mm de longueur (particulièrement sur la nervure médiane) et écartés, sous le limbe, de ± 2/10 mm. Infrutescence terminale en panicule branchue, à court pédoncule, formant une infrutescence pyramidale (20 cm de hauteur sur 15 cm de largeur à la base) assez compacte, mais souvent infrutescence réduite à un seul axe portant à la base quelques axes secondaires. Dans l'infrutescence normale, axes secondaires inférieurs portant exceptionnellement vers la base des axes tertiaires. Fruits disposés en pseudoracèmes sur les axes, ceux-ci brun foncé, inermes, couverts d'une pubescence beaucoup plus courte et plus dense que celle des rameaux. Bractéoles de la base des pédicelles extrêmement minimes. Pédicelle articulé à la base, long de 2-3 mm, pubérulent. 4 sépales suborbiculaires, à sommet légèrement aigu, atteignant moins de 1 mm, pubérulents extérieurement à la base seulement. Pétales caducs (Pierre note dans sa diagnose manuscrite : « Petala (quoad reliqua filis arachnoideis coercita) oblonga, 3, 1/4 mm longa, obtusa, membranacea, glabra, « esquamota »). Folicule stipité, à stipe atteignant moins de 1mm, subglobuleux, légèrement caréné, de ± 8 mm de diamètre, glabre, couvert de glandes de 1/4 mm de diamètre, espacées de moins de 1/4 mm; fruits rosés puis partiellement rouges. 1 graine globuleuse ou 2 graines semi-globuleuses à tégument bleu foncé métallique.

Frutex vel arbor parva (5-15 m). Ramuli verruculoso-striolati, sparsim aculeati, brevissime pubescentes; aculei parvi compressi recti vel leviter curvati. Folia ad apicem ramulorum congesta, magna (30-60 cm), imparipinnita 4-6 juga, foliola terminali supra summum jugum remota; petiolus communis semiteres supra plano-canaliculatus, rubro-striolatus, pubescens,



Pl. 2. — *Fagara bouetensis* Pierre msc. R. Let. (d'après l'échantillon Klaine 346) : **1**, rameau feuillé avec infrutescence × 2/5; **2**, fragment du rachis et de la face inférieure d'une foliole × 2; **3**, fragment d'un axe de l'infrutescence et fruit × 2.

inermis vel raro aculeatus; foliolae sessiles vel subsessiles, infimae ovatae (8 × 4 cm) reliquae elliptico-oblongae usque obovato-oblongae (18 × 8 cm), paulo inaequilaterales, basi rotunda usque acuta, margine toto minute crenato-serrato, acuminatae, membranaceae, ubique pellucido-punctatae, subtus laxe pilosae; nervi laterales utrinque 6-12 procul marginem arcuati conjuncti. Paniculae terminales subpyramidales (20 × 15 cm) ramis tertiariis pseudoracemosis, vel paniculae abbreviatae; bracteolae minutissimae, pedicelli brevissimi (2-3 mm), rami et pedicelli inermes minutissime puberuli. Sepala 4 minima (1 mm) suborbicularia, ad imum puberula; petala decidua. Fructus solitarii, breviter stipitati, subglobosi (± 8 mm) paulum carinati et glabri; semen unum globosum vel semina bina semi-globosa, testa coeruleo-nigra.

Holotype (in herb. Paris) : Klaine 79, 1894; en fruits. Gabon.

Paratypes (in herb. Paris) : Klaine 330, 28 déc. 1895; en fruits. Gabon, Mont Bouet — Klaine 346, fév. 1898; en fruits. Gabon — Trilles 49, mai 1899; en fruits. Gabon, près du fleuve Udzemé — Fleury-Chevalier 33 566, mai 1917; en fruits. Gabon, environs de Libreville.

Cette espèce est donc très voisine de *Fagara rubescens* (Planch.) Engl. et de *F. welwitschii* Engl. et n'en diffère essentiellement, mais d'une façon caractéristique, que par la pilosité lâche recouvrant toute la face inférieure des folioles.

Ainsi que le mentionne plus ou moins explicitement Gilbert (loc. cit.) et nettement Aubréville (in Flore forestière de la Côte d'Ivoire II : 112 (1959) *Fagara rubescens* (Planch.) Engl. présente des nervures très finement pubescentes en-dessous. Sur l'échantillon Service forestier Côte d'Ivoire 389 cette pubescence est fort nette et s'étend même au limbe sur les échantillons éburnéens Martineau 284 et Aubréville 1327, mais elle reste différente de la pilosité lâche s'étendant à toute la surface inférieure du limbe de *F. bouetensis* Pierre ex R. Let.

Un rapprochement indéniable doit être établi entre *Fagara bouetensis* Pierre ex R. Let. et *F. buesgenii* Engl. (Bot. Jahrb. XLVI : 407 (1911) répandu en Nigéria de Sud et au Cameroun. Peut-être même sera-t-on amené ultérieurement à placer *F. bouetensis* en synonymie de *F. buesgenii* lorsque ces deux espèces seront mieux connues sur le terrain.

F. bouetensis paraît atteindre 5 à 15 mètre de hauteur, alors que *F. buesgenii* serait un « scandent shrub » en Nigéria et au Cameroun un arbuste de 0,5 à 2 mètres de hauteur. Le pétiole, le rachis et le dessous de la nervure médiane de quelques folioles de *F. buesgenii* sont toujours épineux, alors que les mêmes éléments sont toujours inermes, sauf parfois le pétiole, chez *F. bouetensis*. La pilosité de *F. buesgenii* est du même type que celle de *F. bouetensis* mais est beaucoup plus dense, plus étendue et recouvre même la face supérieure des folioles. Le fruit de *F. buesgenii* est également pubescent alors que le fruit de *F. bouetensis* paraît glabre.

INFORMATIONS

PRIX DE L'INSTITUT

PRIX AUGUSTE CHEVALIER. — Le prix a été décerné à **M. Jacques Léandri,** sous-directeur au Muséum national d'histoire naturelle, pour l'ensemble de ses travaux sur les flores tropicales, spécialement celle de Madagascar.

PRIX TCHIHATCHEF. — Le prix a été décerné à **M. Jules Vidal** chargé de recherches au Centre national de la recherche scientifique, pour ses travaux de géographie botanique au Laos et territoires voisins.

MISSION

M[lle] **Monique Keraudren.** Assistant au Muséum national d'histoire naturelle, vient de passer trois mois à **Madagascar,** en mission dans le sud où elle a plus particulièrement étudié la famille des Cucurbitacées.

FLORE DU GABON

Volume **n° 3 : A. Aubréville, Irvingiacées, Simaroubacées, Burséracées. —** 102 p., 2 cartes, 17 pl. — 14 NF.

En introduction, croquis chorologique des pays forestiers guinéo-congolais et place du Gabon dans cetle ensemble (avec une carte).
Description de 24 espèces arborescentes ou arbustives L'Okoumé (*Aucoumea Klaineana* Pierre) dont le bois fait la richesse du Gabon est traité de façon détaillée. D'autres espèces sont à bois dur ou tendre, à fruit ou à graine comestible Le genre *Dacryodes* fait l'objet d'une importante révision et s'accroît de 3 sp. nov.
Illustration de M[lle] J. Saussotte-Guérel.

FLORE DU CAMBODGE, DU VIETNAM ET DU LAOS

Fascicule **2 : J. Vidal, Moringacées. —** 7 pages; **Connaracées,** 55 p., 6 pl., 15 espèces, mises au point systématiques.
M[me] **Tardieu-Blot, Anacardiacées. —** 146 p., 17 pl. — Cette famille qui joue un rôle important dans l'économie mondiale (laques, vernis, résines, mastics, fruits), comprend ici 61 espèces dont 12 ont été décrites comme nouvelles.
Illustration de M[lle] Lamourdedieu.

FLORE DE MADAGASCAR

H. Humbert, Composées, tome **II :** 339-622 p., 65-114 pl. — 40 NF.
Ce tome comprend les Inulées : 24 genres parmi lesquels le genre *Brachylaena*, qui comprend 5 espèces toutes endémiques renfermant des

arbres de première grandeur; le genre *Helichrysum*, avec 115 espèces et de nombreuses sous-espèces et variétés, également toutes endémiques; deux petits genres endémiques *Catalia*, 2 espèces et *Syncephalum*, 5 espèces.

Illustration de Mlles J. Vesque et D. Godot de Mauroy.

Le tome III et dernier des Composées est actuellement sous presse.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

C.C.P. PARIS 9061-11 15, quai Anatole-France, PARIS 7e Tél. : SOLférino 93-39

(Extrait du catalogue général)

PETITE FLORE DES RÉGIONS ARIDES DU MAROC OCCIDENTAL

par Robert NÈGRE

TOME I

Ouvrage de 412 pages, format in-8° raisin .... 40 NF

✳

CARTE SCHÉMATIQUE DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX TERRESTRES, BIOCENOSES ET BIOTOPES MARINS DU CAP CORSE

par R. MOLEINIER

Carte en couleurs au 1/80000e avec notice .... 20 NF

✳

Carte de la végétation de la France au 1/200000e
n° 68

FEUILLE DE NICE

par P. OZENDA

1 carte 72×105... 25 NF



Colloque international n° 97

MÉTHODES DE LA CARTOGRAPHIE DE LA VÉGÉTATION

Toulouse 26-27 mai 1960

Volume relié pellior in-8° raisin de 325 pages, 2 dépliants hors texte, 1 carte hors texte 2 couleurs. .... 32 NF

Imprimé en France
TYPOGRAPHIE FIRMIN-DIDOT ET C[ie]. — MESNIL (EURE). — 9608
Dépôt légal : 2e trimestre 1962

Source : MNHN, Paris

